



Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit.

Ein Beitrag zur Theorie der Muskelkräfte.

Von

Prof. Dr. Rudolf Heidenhain
in Breslau.



Mit einer lithographirten Tafel und drei Holzschnitten.

Leipzig,
Druck und Verlag von Breitkopf und Härtel.
1864.

Herrn

Emil du Bois-Reymond,

seinem

hochverehrten Lehrer und Freunde

gewidmet

vom

Verfasser.

Inhalt.

Seite

Seite

Neuntes Capitel. Schlussfolgerungen.

Erster Abschnitt.

Historisches

über

die Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit.



Vor noch nicht zwei Jahrzehnten hat Helmholtz gelehrt, dass die Thätigkeit des Muskels von einem während der Zusammenziehung stattfindenden Stoffverbrauche begleitet sei[1]). Bald darauf lieferte er in einer zweiten Arbeit[2]) schärfer, als es bis dahin geschehen war, den Beweis dafür, dass der thätige Muskel Wärme entwickele. Seit der Feststellung dieser wichtigen Thatsachen fand die Vorstellung allgemeinen Eingang in die Physiologie, dass die natürliche Maschine, welche der Muskel darstellt, nach denselben Principien arbeite, wie unsre künstlichen Maschinen: sie erzeuge lebendige Kraft auf Kosten von Spannkräften, welche sich in jene umsetzen. Man durfte seither in dem Muskel einen Theil des Organismus sehen, an welchem das Gesetz von der Erhaltung der Kraft sich in deutlichen Zügen offenbarte.

Bei einem eingehenderen Rückblicke auf die Literatur der Physiologie zeigt es sich, dass schon vor längerer Zeit, als man gewöhnlich anzunehmen pflegt, theils Ansichten in glücklicher Vorahnung ausgesprochen, theils selbst Beobachtungen angestellt worden sind, welche auf den Weg hätten hindeuten sollen, dem Niemand vor Helmholtz mit durchschlagendem Erfolge nachgegangen ist. Jene vereinzelten älteren Andeutungen sind theils der heutigen Kenntniss ganz verloren gegangen, theils nicht nach Gebühr gewürdigt worden, — eine Erschei-

---

1) Ueber den Stoffverbrauch bei der Muskelaction. Müller's Archiv 1845. S. 72.

2) Ueber die Wärmeentwicklung während der Muskelaction. Müller's Archiv 1848. S. 144.

nung, die auf einem wissenschaftlichen Gebiete nicht gerade befremden kann, wo täglich eine solche Menge neuen Stoffes sich andrängt, dass schon die Bewältigung des Tageserwerbes einen nicht geringen Aufwand an Zeit und Kraft in Anspruch nimmt.

Unter diesen Umständen ist es vielleicht nicht ganz undankbar, wenn ich bei einem Ueberblicke über die Arbeiten, welche dem Kreise meines Thema's angehören, nicht bloss die neueren berücksichtige, die in unmittelbarem Zusammenhange mit meinen eigenen Untersuchungen stehen, sondern auch auf die ältere Physiologie zurückgehe, um aus derselben einige bedeutende Forscher hervorzuheben, welche eine tiefe Einsicht in unsern Gegenstand kundgethan haben. So viel ich weiss, giebt es bis jetzt keine Zusammenstellung der die Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit betreffenden Literatur; um so eher wird der historische Theil meiner Arbeit gerechtfertigt erscheinen.

Erstes Capitel.

Einige ältere Theorieen, betreffend die chemischen Processe und die Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit.

§ 1.

Joh. Mayow's Theorie der Athmung; sie ist identisch mit einem Verbrennungsprocesse.

Ein englischer Arzt des 17. Jahrhunderts, JOH. MAYOW [1]), ist meines Wissens der Erste, welcher (in seinen beiden *tractatus*, »*de respiratione*« und »*de motu musculari et spiritibus animalibus, obiter de motu cerebri*«) auf das Bestimmteste und Weitläufigste auseinandersetzt, dass für das Zustandekommen der Muskelbewegung zweierlei nothwendig sei: die Zufuhr verbrennlicher Bestandtheile zu dem

1) MAYOW wurde 1645 in der Grafschaft Cornwall geboren und starb 1679 als Arzt zu Bath. Seine Werke erschienen gesammelt unter dem Titel: JOHANNIS MAYOW, Londinensis doctoris et medici nec non coll. omn. anim. in universitate Oxoniensi socii opera omnia medico-physica tractatibus quinque comprehensa. Hagae-Comitum 1681. — Es ist überaus erstaunlich, wie viele vortreffliche physiologische Anschauungen sich in MAYOW's Werken bereits vorfinden. Um Einzelnes hervorzuheben, was zu erwähnen im Texte nicht der Ort ist, so giebt M. eine Darstellung des Mechanismus der Athmung, namentlich des Verhaltens der Lungen bei der In- und Exspiration, die noch heute kaum übertroffen sein dürfte. Um die Bewegungen der Lungen bei der Ein- und Ausathmung durch einen schematischen Versuch zu versinnlichen, bildet M. einen Apparat ab, der im Principe ganz übereinstimmt mit der von HERHOLDT (ESCHRICHT, das physische Leben in populären Vorträgen. Berlin 1857. S. 206) und DONDERS (Physiologie, deutsch von THEILE. II. Aufl. S. 402) benutzten Vorrichtung.

Muskel durch das Blut und die Zufuhr von Sauerstoff durch die Respiration. —

Sauerstoff? Mayow wusste ungefähr hundert Jahre vor Lavoisier, dass derjenige Theil der Luft, welcher das Brennen unterhält, bei der Athmung in das Blut übergeht, wie sich aus Folgendem ergiebt.

Zum Brennen ist ein gewisser feinerer Theil der Luft — *particulae ignis aereae, particulae vitales aeris, spiritus nitro-aereus* — nothwendig, welcher übrigens auch im Salpeter enthalten ist, und zwar in dem *spiritus nitri acidus* (Salpetersäure), durch dessen Vermischung mit einem Alkali Salpeter entsteht. Daher verbrennt Schwefel, mit Salpeter gemischt, auch im luftleeren Raume.

Die Athmung dient dazu, gewisse Theile der Luft in das Blut überzuführen, die zur Erhaltung des Lebens nothwendig sind. Deshalb ist die ausgeathmete Luft, welcher die *particulae vitales* entzogen sind, zur ferneren Unterhaltung der Athmung untauglich (S. 262) [1]. Selbst die Pflanzen brauchen jenen Theil der Luft, sie können bei Luftabschluss nicht leben, auch sie scheinen eine Art von Athmung zu besitzen (S. 263).

Der Verbrennungsprocess und die Athmung der Thiere vermindern beide auf gleiche Weise die Elasticität der Luft, weil die *particulae nitro-aereae* derselben dadurch gebunden werden. Denn wenn in einem über Wasser umgestürzten Gefässe eine Kerze oder ein Stück Campher bis zum Erlöschen gebrannt hat (S. 86—89) oder ein Thier (Maus) darin athmet (S. 90—91), steigt das Wasser in dem Gefässe in die Höhe. Die Thiere sterben, nachdem die Luft um etwa $^1/_{14}$ ihres Volumens vermindert ist (S. 93). Es ist anzunehmen, dass ein athmendes Thier und eine brennende Flamme dieselben Partikeln aus der Luft binden. Denn wenn gleichzeitig ein Thier und ein Licht unter derselben Glasglocke sich befinden, so athmet ersteres etwa nur halb so lange, als wenn es allein eingeschlossen ist (S. 95). Unter einer Glasglocke, unter welcher ein Thier bis zum Tode

---

1) Ich citire die oben erwähnte Ausgabe von 1681.

geathmet hat, lässt sich keine brennbare Substanz mehr entzünden (S. 97).

Hiernach ist es ausser Zweifel, dass MAYOW die eine Seite des Respirationsprocesses, die Aufnahme von Sauerstoff durch die Lungen in das Blut und die Analogie der Athmung mit dem Brennen, vollkommen gekannt hat. Ich musste diesen schon an sich interessanten Nachweis als nothwendig für das Verständniss des Folgenden, auf die Muskelbewegung bezüglichen, voraufschicken.

Unser Autor kannte nämlich auch die Unentbehrlichkeit des Sauerstoffes für die Muskelthätigkeit.

§ 2.

Mayow's Ansicht über die Rolle des Sauerstoffes bei der Muskelaction.

Die Muskelbewegung kommt nach MAYOW zu Stande durch die chemische Verbindung (*effervescentia*, eigentlich Gährung) von zweierlei Elementen in dem Muskel.

Das erste Element sind verbrennliche Bestandtheile, welche dem Muskel durch das Blut zugeführt werden. MAYOW nennt die brennbaren Theile *particulae salino-sulphureae*, versteht aber darunter keineswegs schweflige oder salzige, sondern eben nur verbrennliche Substanzen, z. B. Fett, wie aus folgender Stelle hervorgeht:

»Es ist nämlich zu bemerken, dass bei heftigen Bewegungen ein nicht geringer Verlust an Fett eintritt und bei lange dauernden Anstrengungen dasselbe fast ganz verzehrt wird, während müssige Thiere, die ein Leben ohne Anstrengung führen, sehr fett werden und namentlich sehr fettreiche Muskeln bekommen. Daraus schliessen wir, dass die *particulae sulphureae* des Blutes, aus welchen das Fett besteht, bei der Muskelbewegung eine Rolle spielen.«

Das zweite Element, welches bei der Muskelthätigkeit in Frage kommt und mit den *particulis salino-sulphureis* in chemische Verbindung tritt, ist der *spiritus nitro-aereus* der Luft, der Sauerstoff, welcher aus der Einathmungsluft durch das Blut gebunden wird.

Mayow schliesst aus mancherlei scharfsinnig gedeuteten Beobachtungen, dass derselbe für die Muskelcontraction unentbehrlich ist. Aber er lebte leider zu sehr unter dem Einflusse der zu seiner Zeit allgemein gangbaren Vorstellungen von den *spiritus animales,* welche die Nerven bewohnen, um im passenden Augenblicke in den Muskel hineinzustürzen und seine Verkürzung zu veranlassen, — eine Theorie, welche für M. durch die Erfahrung als bewiesen galt, dass Nervendurchschneidung die Muskeln lähmt. In dem Wunsche, die *spiritus animales* auf etwas Reales zurückzuführen, nimmt Mayow an, dass sie mit den »*spiritus nitro-aerei*«, dem Sauerstoff, identisch sind. Letzterer nämlich, bei der Athmung in das Blut übergegangen, werde durch dieses dem Gehirne zugeführt, durch Pulsationen der *dura mater* aus dem Blute abgeschieden und in dem Gehirne angesammelt. Von hier ströme der Sauerstoff auf Willenseinwirkung durch die Nerven zu den Muskeln, treffe mit den *particulis salino-sulphureis* (s. oben) zusammen und verbinde sich mit ihnen unter Wärmeentwicklung, wodurch die Zusammenziehung des Muskels zu Stande komme.

Das sind die Grundzüge der Mayow'schen Vorstellung von der Muskelbewegung. So gröblich auch sein Irrthum in Bezug auf die Rolle der Nerven, so richtig ist seine Ansicht, dass bei der Zusammenziehung ein chemischer Process stattfinde, bei welchem der eingeathmete Sauerstoff wesentlich interessirt sei. Ich kann mir nicht versagen, für die eben gegebene Darstellung einige Beweisstellen in wortgetreuer Uebersetzung mitzutheilen, die einen Einblick in die Beobachtungsgabe und den Scharfsinn des trefflichen Forschers gestatten. Er verdient es, die fast verlorene Stelle in der Geschichte der Physiologie wieder zu gewinnen!

»Wenn ich nicht irre,« — heisst es S. 266, — »ist das Leben bedingt durch die Vertheilung der *spiritus animales* (des Sauerstoffes) im Körper. Zu diesem Zwecke ist die Pulsation des Herzens und der Zufluss des Blutes zum Gehirne unbedingt nothwendig. An der Herzbewegung scheint die Athmung einen vorzugsweisen Antheil zu haben. Denn wahrscheinlich ist zur Bewegung eines jeden Mus-

kels jenes »*sal aereum*« durchaus nöthig, so dass ohne dasselbe auch das Herz nicht pulsiren kann. Es ist nämlich geboten anzunehmen, dass die plötzliche Zusammenziehung der Muskeln durch die Vermischung und wechselsweise Bewegung von Theilchen zweierlei Art zu Stande kommen. Es ist aber kaum glaublich, dass die beiderlei Partikelchen, durch deren mit Wärmeentwicklung verbundene Mischung[1]) die Muskelzusammenziehung bewirkt wird, aus der Masse des Blutes herstammen; denn Flüssigkeiten desselben Ursprunges werden ohne Effervescenz wieder vereint: so dass etwas von Aussen Stammendes zur Herstellung jener mit Bewegung verbundenen Wärmeentwicklung (*ad aestum motivum efficiendum*) erforderlich erscheint.«

»Man darf deshalb annehmen, dass die *particulae nitrosalinae*[2]), welche aus der Einathmungsluft gebunden werden, die eine Art der zur Bewegung erforderlichen Partikeln darstellen, welche den von der Blutmasse gelieferten und in den bewegungsfähigen Theilen enthaltenen *part. salino-sulphureae* begegnen und jene Effervescenz erzeugen, aus welcher die Muskelbewegung entspringt.«

»Auf ganz ähnliche Weise, wie in den übrigen Muskeln, wird auch im Herzen die Bewegung bewirkt: aber ich glaube nicht, dass die *effervescentia motiva* in den Ventrikeln desselben geschieht, sondern in seiner Muskelsubstanz, gerade so wie in den andern Muskeln.«

»Deshalb wird nothwendiger Weise nach der Unterdrückung der Athmung, da jenes für jede Bewegung erforderliche *sal aereum* fehlt, die Herzbewegung und dadurch der Zufluss des Blutes zum Gehirne unterbrochen und damit der Tod eintreten.«

»Dieser Nutzen der Athmung kann auch noch weiter bekräftigt werden (S. 268). Bei körperlichen Uebungen nämlich und heftigen Bewegungen ist eine häufigere und kräftigere Athmung nothwendig, — weil durch jene mannichfaltigen Effer-

---

1) *effervescentia*, eig. Gährung. Die gegebene Uebersetzung entspricht am meisten dem Sinne, wie andere Stellen lehren.

2) Synon. mit *part. nitro-aereae, spiritus nitro-aereus, part. ignis aereae.*

vescenzen bei der Muskelcontraction ein sehr grosser Verbrauch des *sal nitro-aereum* gesetzt wird, so dass das venöse Blut sehr verarmt daran zum Herzen zurückkehrt. Damit das verarmte Blut seine Ausgaben decken könne, ist eine angestrengtere Athmung unbedingt nöthig. Ausserdem ist bei heftigeren Bewegungen wegen des reichlicheren Blutzuflusses eine Beschleunigung der Herzpulse erforderlich, die ohne freieren Zutritt des *spiritus nitro-aereus* kaum ermöglicht werden kann. Alles vereinigt sich dahin, dass ein vorzugsweiser Nutzen der Athmung in der Ermöglichung der Bewegungen der Muskeln und des Herzens zu bestehen scheint.« —

§ 3.

Mayow über die Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit.

Die Wärmeentwicklung bei der Muskelaction wird für Mayow Gegenstand besonderer Ueberlegung. Er hält sie für eine Folge nicht der Reibung bei der Bewegung, sondern theils der verstärkten Athmung und dadurch vermehrter Sauerstoffzufuhr zum Blute, theils der in den Muskeln bei ihrer Thätigkeit vor sich gehenden chemischen Processe. Folgende Stellen liefern dafür den Beweis.

S. 134: »Ich füge dem Vorhergehenden hinzu, dass jene so sehr intensive Wärme, von welcher die zu einer heftigen Bewegung erregten Thiere afficirt werden, zum Theil daher stammt, dass dabei die Athmung sehr angestrengt werden muss, woher es kommt, dass die in grösserer Menge in das Blut eingeführten *part. nitro-aereae* eine ungewöhnlich starke Effervescenz und Wärmeentwicklung bewirken. Denn es ist bei den heftigsten Bewegungen der Glieder die Reibung nicht so gross, um eine so lebhafte Wärme erregen zu können. Wird doch Jemand, der in der Ruhe angestrengter athmet, sich bald von einer ungewöhnlich grossen Wärme übergossen fühlen. Gleichwohl stammt jene bei den Thieren durch heftige Bewegung erregte Wärme auch von der chemischen Verbindung her, die in den Bewegungsorganen zwischen den *part. nitro-aereae* und *salino-sulphureae* entsteht.«

Ferner S. 316 (nachdem die Annahme, dass die Wärme bei der Muskelthätigkeit nur durch Reibung erzeugt werde, beseitigt ist): »Es ist daher anzunehmen, dass die Wärme sich heftiger zusammenziehender Muskeln von den *particulae nitro-aereae* stammt, die in ihnen zu jener Zeit sehr activ sind.«

»Weil das Herz continuirlich zur Unterhaltung des Blutumlaufes unermüdet arbeitet, gehen in seiner Muskelsubstanz die *part. nitro-aereae* und *sulphureae* fortwährend eine chemische Verbindung ein; durch die Erregung derselben zur Bewegung muss eine ausserordentliche Wärme entwickelt werden.«

Wie unendlich weit überragen diese Anschauungen des englischen Arztes Alles, was in dem Jahrhunderte nach ihm, bis auf die Zeiten LAVOISIER's, über die Athmung, die thierische Wärme und die Muskelthätigkeit von den Physiologen vorgebracht worden ist! Trotzdem achtete seiner Niemand unter den Zeitgenossen, weil ihn Niemand recht verstand. Wo er erwähnt wird, geschieht es nur mit völlig missverstandener Auslegung seiner Ansichten. Der Grund davon liegt wohl theilweise in seinen eigenthümlichen Ausdrücken. Die »*particulae nitro-aereae, nitro-salinae*«, das »*sal aereum*« verführten die Autoren zu glauben, dass MAYOW sich die Luft mit Salpeter geschwängert denke (so z. B. SCHELHAMMER in seinem Buche über das Nitrum), — ein Irrthum, der freilich nur bei einer flüchtigen Durchsicht der Schriften MAYOW's entstehen konnte. Eine gründliche Würdigung der Bedeutung seiner Schriften findet sich bei G. D. YEATS in seinem Buche: Observations on the claims of the moderns to some discoveries in chemistry, London 1780; — ein Werk, das ich zufällig beim Durchsehen der physiologischen Literatur der hiesigen Kgl. Universitätsbibliothek fand, und durch welches ich dann zu einem näheren Studium MAYOW's veranlasst wurde[1]).

---

1) Nach YEATS haben MORHOF und BAGLIVI MAYOW's Ansichten richtig verstanden und BEDDOES seine Werke excerpirt. — Wie WHEWELL (Geschichte der inductiven Wissenschaften. Deutsch von LITTROW. Stuttgart 1841. III. 153) berichtet, ist MAYOW's Verdienst um die Respirationslehre erörtert durch J. A. VON SCHEVER: Beweis, dass MAYOW schon vor hundert Jahren den Grundstein zur antiphlogistischen Theorie gelegt hat.

Soviel von diesem ersten interessanten Versuche, die Muskelcontraction mit einem chemischen Processe, bei welchem Wärmeentwicklung stattfindet, in Zusammenhang zu setzen.

§ 4.

Beddoes. — D. von Madai.

Ich habe schon erwähnt, dass in dem nächsten Jahrhunderte MAYOW's Ideen so gut wie schlummerten. Nur hin und wieder findet sich eine Andeutung, nach welcher man annehmen darf, dass sie einzelnen Forschern eine Anregung zum Nachdenken gaben. Nach YEATS ist bei BEDDOES[1]) in »Remarks of Girtanner's essay on irritability« S. 258 der Gedanke geäussert: »Does not muscular action or intumescence really depend upon the combination of oxygen with hydrogen and azot (separately and combined in various proportions) in consequence of a sort of explosion produced by the nervous electricity?« Diese Auffassung, nach welcher der Nerv ein Auslösungsorgan für die chemischen Processe im Muskel ist, auf denen die Contraction beruht, hat nach BOSTOC zuerst GIRTANNER selbst ausgesprochen.

Erst am Ende des 18. Jahrhunderts taucht zum zweiten Male eine bestimmtere Vorstellung von dem Zusammenhange zwischen der Muskelbewegung und dem dabei in dem Muskel stattfindenden Oxydationsvorgange auf in einer Abhandlung von D. VON MADAI[2]) »Ueber die Wirkungsart der Reize und der thierischen Organe«. Der leider früh verstorbene Verfasser, ein Schüler REIL's, entwickelt in diesem geistvollen Aufsatze ein physiologisches Glaubensbekenntniss, das er in die Worte zusammenfasst: »Die Erscheinungen in der organischen Natur sind Wirkungen der gemeinen physischen Kräfte und die Physiologie ist ein Theil der Physik« (A. a. O. S. 99). — Bei der

---

Wien 1793. — Man vergleiche ferner: GEORGIUS CONRADUS FRIDERICUS ROTHAMEL, De calore animali. Marburgi Cattorum 1824. — BOSTOC, An elementary system of physiology. Fourth edition. London 1844. — KOPP, Geschichte der Chemie III. 191. Braunschweig 1845.

1) Ich habe mir leider das Original nicht verschaffen können.

2) REIL's Archiv, I. 1796.

Durchführung dieses Principes ist an wiederholten Stellen von der Muskelbewegung die Rede (S. 104, 105, 110). Sie wird angesehen als Wirkung einer Mischungsänderung im Muskel und zwar einer Oxydation, bei welcher der Sauerstoff des Blutes sich mit dem Kohlenstoff der Muskelfaser verbindet. Mit jeder Mischungsänderung sei aber Wärmeentwicklung verbunden, welche in dem Verhältnisse steigt und fällt, in welchem die Actionen zu- und abnehmen.

Aber auch diesmal brach eine gesunde und nüchterne Anschauungsweise sich noch nicht Bahn. MADAI's vortreffliche Abhandlung ist wenig beachtet worden. Ich habe sie nur bei ALEX. VON HUMBOLDT[1]) lobend erwähnt gefunden.

Dass Theorieen der Muskelbewegung, wie sie MAYOW, wie sie MADAI aufstellte, trotz ihres tiefen und wahren Gehaltes keine dauernden Folgen für die Entwicklung der Physiologie hatten, liegt wohl daran, dass sie noch nicht auf der sichern Grundlage erfahrungsmässig gewonnener Kenntnisse ruhten, sondern mehr durch glückliche Abstractionen aus gewissen einzelnen Beobachtungen und gewissen allgemeinen Anschauungen abgeleitet wurden. Jahrzehnte mussten erst ein reiches Erfahrungsmaterial sammeln, ehe die Physiologie von Neuem auf den Weg gewiesen wurde, den jene Forscher einzuschlagen begonnen hatten.

Verfolgen wir nunmehr die Beobachtungen, welche über die Wärmeentwicklung durch die Muskelthätigkeit vorliegen. Ich werde dieselben so ordnen, dass ich zuerst die Erfahrungen berichte, welche ein Steigen der Körpertemperatur im Allgemeinen bei heftigen Muskelanstrengungen nachweisen; sodann die Messungen mittheile, welche an den Muskeln selbst die Thatsache der Temperaturerhöhung feststellen, sei es, dass diese noch vom Blute durchströmt, sei es, dass sie dem Kreislaufe entzogen waren. Schliesslich aber werde ich diejenigen Ar-

---

1) Untersuchungen über die gereizte Muskel- und Nervenfaser. I, 325. II, 162.

beiten besprechen, welche den Zusammenhang der Wärmeentwicklung in dem thätigen Muskel mit den sonstigen Leistungen desselben aufzudecken suchen.

Zweites Capitel.

Beobachtungen, welche sich auf die Steigerung der Körpertemperatur im Allgemeinen bei heftiger Muskelbewegung beziehen.

Die gemeine Erfahrung, dass kräftige körperliche Bewegung die Körpertemperatur steigert, wird instinctiv von dem Menschen benutzt, wo es sich darum handelt, gesteigerte Wärmeverluste bei niedriger Aussentemperatur durch vermehrte Wärmebildung zu compensiren. Wennschon die Wissenschaft von dieser Thatsache des täglichen Lebens frühzeitig Notiz genommen[1]), so hat sie sich doch dabei nicht begnügt. Eine Reihe directer Messungen hat die oberflächliche Wahrnehmung sichern müssen.

§ 5.

Beobachtungen an Insecten.

Die Angabe von Réaumur[2]), dass im Innern von Bienenstöcken die Temperatur erheblich steigt, wenn die Bewohner sich lebhaft bewegen, ist von spätern Forschern vielfach bestätigt und erweitert worden.

---

1) z. B. Haller, Elementa physiologiae. II. Lausannae 1760 p. 260. »Adeo vero certum est, a motu et corporis exercitatione frigora superari, ut ipsi barbari (sc. der Polargegenden), qui in eo gelido aere facile vitales supersunt, dum venantur, quando per viarum errores vident se perituros, quiete sola mortem inevitabilem accelerari norint.«

2) Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. T. V, seconde partie. Amstelodami 1741. p. 362, 363 : »Les abeilles s'echauffent en agitant leurs ailes et en marchant, comme nous nous mettons en sueur, pendant qu'il gêle très forte, en courant ou en faisant des efforts redoublés«.

NEWPORT[1]) stellte entsprechende Beobachtungen theils an in Masse beisammensitzenden Thieren, theils an einzelnen Individuen an.

Im Innern eines Bienenstockes stand z. B. am 2. Januar 1836 früh 7¼ Uhr bei einer Aussentemperatur von 17,5° F. das Thermometer auf 30° F., während die Thiere vollkommen ruhig waren. Als darauf die Bienen durch Anpochen an das Gehäuse zu lebhaften Bewegungen aufgeregt wurden, stieg die Temperatur in 16 Min. auf 70° F. (a. a. O. S. 303).

Unter den Beobachtungen an einzelnen Insecten, die freilich in Bezug auf die Methode viel zu wünschen übrig lassen[2]), sind namentlich die an Schmetterlingen während ihrer Entpuppung angestellten interessant. NEWPORT bemerkt auf Grund einer Reihe von Versuchen an *Cerura vinula*, *Sphinx Ligustri* u. s. f., dass schon nach dem Auskriechen die Schmetterlinge zu grösserer Wärmeentwicklung befähigt werden, wenn die Flügel sich entfaltet haben und damit die Tracheen derselben eröffnet sind, dass aber das Maximum der Wärmeentwicklung erst dann eintritt, wenn die Flügel fest genug geworden sind, um zum Fliegen verwandt zu werden.

Die Versuche von DUTROCHET[3]) übertreffen die seiner Vorgänger auf diesem Gebiete, weil sie mittelst thermoelektrischer Apparate angestellt sind, welche bei so kleinen Thieren allein genaue Resultate geben können. Thermoelektrische Nadeln wurden meistens in das Abdomen der zu untersuchenden Thiere gesenkt. Die Abdominaltemperatur eines Maikäfers, der so befestigt war, dass er seine Beine nicht bewegen konnte, übertraf die Temperatur der umgebenden Luft um 0,006—0,009° C. Als

---

1) Philosophical transactions 1837.

2) NEWPORT fasst entweder die Insecten mit einer Zange, deren Arme mit Wolle umwickelt sind, um sie gegen die Kugel des Thermometers zu drücken, oder er setzt sie in ein enges Fläschchen, in welches gleichzeitig die Thermometerkugel gesenkt wird. Auf die letztere Weise wird natürlich die Erwärmung der Luft durch das Insect bestimmt. Trotz dieser Mangelhaftigkeit der Methode sind N.'s Zahlen doch als relative brauchbar.

3) Recherches sur la chaleur propre des êtres vivants à basse temperature. Ann. des sciences naturelles. II. Série. Zoologie. Bd. XIII. 1840.

dagegen den Extremitäten freie Bewegung gestattet wurde, stieg die Eigentemperatur auf 0,31° C., also in Folge der Muskelthätigkeit um 0,22—0,25° C. — Die Eigentemperatur eines unbeweglich befestigten Hirschkäfers betrug im Abdomen, während das Thier sich in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume befand, 0,20—0,22° C. Darauf wurde das Thier so befestigt, dass es seine Beine an ein festes Object stemmen und wie beim Kriechen bewegen konnte: die Temperatur stieg auf 0,31° C. und bei den heftigsten Anstrengungen zur Befreiung aus dem unbequemen Zustande selbst auf 0,5° C. »Il est donc bien certain, que le mouvement musculaire augmente la chaleur propre des insects« (a. a. O. S. 48). —

§ 6.

Beobachtungen an Säugethieren und am Menschen.

Die erste hierher gehörige Beobachtung berichtet A. v. Humboldt[1]: D. Peart sah, dass er, im Bade sitzend, die Temperatur des Wassers um 8° R. vermehren konnte, wenn er, statt mit erschlafften Füssen ruhig zu liegen, die Beine gegen die untere Wand der Wanne anstemmte. Diese Angabe ist freilich in mehr als einer Beziehung verdächtig, namentlich der Zahl wegen, die selbst dann noch unglaublich bleibt, wenn man annimmt, dass Humboldt aus Versehen Réaumur statt Fahrenheit citirt. Trotzdem habe ich Peart nicht übergehen wollen, weil ich ihn wiederholt von andern Autoren erwähnt gefunden habe[2].

E. Hochgeladen[3] beobachtete bei einem Kaninchen nach Unterbindung der *art. carotides* und *vertebrales*[4] ein Sinken der

1) Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser. Bd. II. 1797. S. 160. Als Quelle citirt Humboldt ein Werk: medical extracts, von dem ich nur vermuthen kann, dass es von Beddoes herrührt.

2) Lenhossek, Physiologiae medicinalis III. Pestini 1816. — du Bois-Reymond, De reactione musculorum, ut chemicis visa est acida. Berolini 1859. p. 31.

3) De caloris animalis origine. Diss. inaug. Berolini 1819.

4) die aber sicher nicht vollständig war, denn das Thier lebte fort und

Temperatur im Mastdarm von 100° F. auf 90° F. Als darauf ein galvanischer Strom so durch den Körper geleitet wurde, dass ein Pol an's Gehirn, der andre an den *nv. tibialis* gelegt wurde, stieg die Temperatur, während das Thier fortwährend stark zitterte, in 22 Min. wieder auf 100° F. Der Autor kommt dabei selbst auf den Gedanken, dass das »Zittern« wohl die Ursache der Temperatursteigerung sein könne; allein ein Gegenversuch soll diesen Verdacht beseitigen: die Kette wurde alle 5 Sec. geschlossen und wieder geöffnet, das Thier »zitterte« jedesmal, die Temperatur sank aber in 8 Min. auf 96½° F., um erst wieder bei dauernder Schliessung in 20 Min. auf 100° F. zu steigen. HOCHGELADEN glaubt, dass die Temperatursteigerung von einer Einwirkung der Elektricität auf das Gehirn herrühre, denn dieses letztere erzeuge Wärme. Es ist aber klar, dass jener Gegenversuch keineswegs das darthut, was er beweisen soll. Bei dauernder Schliessung des Stromes zitterte das Thier continuirlich, bei der nur alle 5 Sec. erfolgenden Schliessungs- (und vielleicht Oeffnungs-) Zuckung war die Erregung der Muskeln eine viel geringere. Der Versuch beweist zweifelsohne, dass die Muskelbewegung Wärme entwickelt.

KRIMER[1]) sah bei einem Hunde, dem 10 Tropfen »wesentliches Bittermandelöl« in die *vena jugularis* injicirt worden waren, die Temperatur des Mastdarmes von 102° F. auf 104° F. steigen, während unter heftigem Geschrei Zuckungen aller Muskeln eintraten. Als nach einer Minute das Thier zu winseln aufhörte, sank die Temperatur wieder auf 101° F.

DAVY's[2]) Beobachtungen über den Einfluss körperlicher Bewegung auf die Temperatur, welche man häufig citirt findet, sind nicht so zahlreich, um zu bestimmt ausgesprochenen Ergebnissen zu führen. Er sah meistens nach angestrengtem Gehen, Reiten u. s. f. die Temperatur der äussern Haut erheblich

---

bekam keine Krämpfe, wie sie nach KUSSMAUL und TENNER bei Abschluss des arteriellen Blutes vom Gehirn stets eintreten. Bei H. heisst es sogar im Laufe der Beschreibung des Versuches: »Respiratio tranquilla erat, septies et quadragies in quavis minuta fiebat.«

1) Physiologische Untersuchungen. Bonn 1820. S. 150.

2) Philosophical transactions. 1844. S. 62.

steigen, wogegen die Temperatur tieferer Theile (Mundhöhle) nicht constant eine Erhöhung wahrnehmen liess.

Dagegen beobachtete GIERSE [1]) bei Hunden ein Steigen der Mastdarmtemperatur, wenn sie unruhig wurden und ihrer Fesseln sich zu entledigen suchten. In seinem Exp. VIII. z. B. betrug die Mitteltemperatur im *rectum*, während das Versuchsthier ruhig lag, 39,15° C., während starker Muskelanstrengungen dagegen 39,85° C.

Ganz entsprechend bemerkte v. BAERENSPRUNG [2]) bei neugebornen Kindern jedesmal, wenn sie lebhaft schrieen, dass die Temperatur im Mastdarm um einige Zehntelgrade hinaufging.

Veranlasst durch die sehr interessanten Beobachtungen WUNDERLICH's [3]) an Personen, die vom Tetanus befallen waren, hat neuerdings LEYDEN [4]), welchem ebenfalls derartige Fälle vorlagen [5]), Versuche an Hunden angestellt, um zu erforschen, bis zu welcher Grenze sich die Temperatur im Mastdarme bei allgemeinem und anhaltendem Muskelstarrkrampfe in die Höhe treiben liesse. Während Kaninchen weniger auffallende Ergebnisse lieferten, weil sie den Tetanus nicht lange vertrugen, konnte bei Hunden die Mastdarmtemperatur bis auf 44,8° C. gebracht werden! Dabei wurde bemerkt, dass im Anfange des Tetanus die Temperatur um 0,1—0,15° C. sank; erst nach 1—3 Min. begann das Steigen, welches während der ganzen Dauer

---

1) AUG. GIERSE: Quaenam ratio sit caloris organici partium inflammatione laborantium, febrium, vaginae in feminis menstruis et non meustruis, hominis dormientis et non dormientis et denique plantarum investigatur. Halae 1842.

2) MÜLLER's Archiv 1851. S. 152.

3) Archiv für Heilkunde, II und III.

4) Beiträge zur Pathologie des Tetanus. VIRCHOW's Archiv XXVI. 539.

5) Er sah in einem Falle während des Lebens ein Temperaturmaximum von 41,2° C. in der Achselhöhle: 20 Min. nach dem Tode betrug die Temperatur ebendaselbst 43,9° C., im Mastdarme 44,4° C. — In einem zweiten Falle wurde gemessen

1½ Stunde vor dem Tode	42,8° C.
7 Min. nach dem Tode	44,2° C.
11 Min. nach dem Tode	44,5° C.
15–20 Min. nach dem Tode	44,6° C.

des Starrkrampfes anhielt und selbst noch mehrere Minuten nach Beendigung desselben fortwährte.

Das anfängliche Sinken bezieht LEYDEN vermuthungsweise auf eine Verengerung der Gefässe durch Contraction ihrer glatten Muskeln, das nachträgliche Steigen auf allmähliche Ausgleichung der sehr in die Höhe getriebenen Temperatur der Muskeln mit der Temperatur der übrigen Weichtheile.

§ 7.

Bemerkungen zu den angeführten Beobachtungen.

Die enormen Temperatursteigerungen beim Tetanus wird man wohl jedenfalls zum Theil auf die angestrengte Muskelthätigkeit beziehen müssen. Ich sage zum Theil, weil die neuern Mittheilungen WUNDERLICH's [1]) zeigen, dass nicht jede mit selbst heftigen Krämpfen verbundene Affection eine Steigerung der gesammten Körpertemperatur herbeiführt, dass also nicht immer die durch die Muskelaction producirte Wärme genügt, um die Temperatur des gesammten Organismus thermometrisch messbar zu steigern [2]). Wie dem auch sei, jedenfalls könnte man zweifelhaft sein, ob die geringen Temperatursteigerungen bei mässig vermehrter körperlicher Bewegung als Beweis für die Wärmeentwicklung durch Muskelthätigkeit anzusehen oder wenigstens ob sie von diesem Momente allein herzuleiten sei. Man

1) Archiv für Heilkunde Bd. V, S. 205. Dieser höchst interessante Aufsatz enthält neue physiologische Probleme über den Einfluss des Nervensystems auf die Wärmebildung, deren Lösung für mich bereits seit mehr als einem Jahre Gegenstand des Nachdenkens geworden ist. In der Literatur finden sich vielerlei Andeutungen, welche für einen directen Einfluss des Nervensystems auf die die Wärme producirenden Stoffwechselprocesse sprechen und ich hoffe, bereits vorbereitete Untersuchungen über diesen Gegenstand sofort nach Abfassung der vorliegenden Arbeit in Angriff nehmen zu können.

2) Die von WUNDERLICH erwähnte Arbeit von BILLROTH und FICK habe ich leider nicht erhalten können. Diese Forscher haben die LEYDEN'schen Versuche wiederholt und dabei gleichzeitig die Mastdarm- und die Muskeltemperatur gemessen, um durch das letztere Verfahren die Wärmeproduction der Muskeln beim Tetanus direct zu controliren.

pflegt gegen diese Deutung den Einwand zu erheben, dass mit körperlicher Anstrengung eine Vermehrung der Athemfrequenz verknüpft sei. Dadurch werde die Sauerstoffaufnahme gesteigert, die Kohlensäure ausscheidung, wie VIERORDT gelehrt, und vermuthlich auch die Kohlensäurebildung vermehrt, — Momente, welche die Steigerung der Körpertemperatur verständlich machen, auch ohne dass man zu einer Wärmeproduction durch die Muskelthätigkeit seine Zuflucht zu nehmen braucht.

Allein diese Einwendungen erscheinen bei genauerer Prüfung nicht stichhaltig. Blosse Steigerung der Athemfrequenz über das normale Maass hat keine Temperaturzunahme zur Folge, sondern eher Temperaturabnahme.

Dafür finden sich in der Literatur ausreichende empirische Beweise.

Eine Reihe von Autoren, die sich mit dem Einflusse der künstlichen Athmung auf die Körpertemperatur beschäftigt haben, theilt übereinstimmend mit, dass bei Steigerung der Respirationsfrequenz über ein gewisses Maass die Temperatur sinke. Zwar ist sicher LÉGALLOIS' [1]) Angabe übertrieben, dass man durch zu grosse Steigerung der Frequenz der Einblasungen bei künstlicher Athmung gesunde Thiere so weit abkühlen könne, dass sie vor Kälte sterben. Aber es dürften die Erfahrungen von GAMAGE [2]), WILSON PHILIPP [3]) und HASTINGS [4]) hierher gehören, welche die Schnelligkeit des Sinkens der Temperatur bei getödteten Thieren verglichen, wenn diese sich selbst überlassen oder wenn künstliche Athmung eingeleitet wurde. Es zeigte sich, dass im letzteren Falle die Temperatur langsamer

---

1) Oeuvres de LÉGALLOIS. T. II. Paris 1812. Première mémoire sur la chaleur des animaux, qu'on entrétient vivans par l'insufflation pulmonaire.

2) Experiences on the influence of the brain in the reproduction of animal heat and in the secretions. The new England journal of medicine and surgery and the collateral branches of sciences. Boston, Vol. IV, p. 18.

3) Eine auf Versuche gegründete Untersuchung über die Gesetze der Functionen des Lebens. Nach der zweiten Ausgabe aus dem Englischen übersetzt von Dr. Jos. von SONTHEIMER. Stuttgart 1822.

4) Citirt bei WILSON PHILIPP S. 163.

sank als im ersteren, oder selbst ein wenig stieg, so lange die Athemfrequenz innerhalb gewisser ziemlich niedriger Grenzen blieb, dass dagegen jedesmal eine viel schnellere Abkühlung als bei den sich selbst überlassenen Thieren eintrat, wenn die Athmungsfrequenz jene Grenze überschritt, — trotzdem dass die Circulation bei diesen Versuchen vollkommen im Gange blieb.

Vollends beweisend sind die am Menschen angestellten Beobachtungen.

Schon WEDEMEYER[1]) hat bemerkt, dass »willkürlich beschleunigte Respiration bei einem übrigens ruhigen Zustande des Geistes und Körpers nur wenig oder gar nicht die thierische Wärmeentwicklung vermehrt«.

Ausführlicher hat sich mit dieser Frage ganz neuerdings LIEBERMEISTER[2]) beschäftigt. Die in der geschlossenen Achselhöhle gemessene Temperatur erfuhr keine Erhöhung, als die Athemfrequenz

in	Vers.	I	von	17—18	pro Min.	10	Min.	lang	auf 39
,,	,,	II	,,	13—16	,,	15	,,	,,	,, 72
,,	,,	III	,,	16—20	,,	20	,,	,,	,, 65
,,	,,	IV	,,	17—20	,,	24	,,	,,	,, 75

gesteigert wurde. Ja in Vers. II sank die Temperatur sogar um 0,07° C., in Vers. III um 0,20° C., in Vers. IV um 0,11° C. Man darf hieraus mit LIEBERMEISTER schliessen, dass die blosse Steigerung des respiratorischen Gaswechsels, welche VIERORDT bei Steigerung der Athemfrequenz eintreten sah, noch keine erhebliche Steigerung der Oxydationsvorgänge, durch welche die Kohlensäure gebildet wird, veranlasst.

Dass in der That vermehrte Einführung von Sauerstoff in das Blut nicht eine in demselben Maasse gesteigerte Kohlensäurebildung zur Folge hat, lässt sich auch aus einer Bemerkung von LÉGALLOIS[3]) folgern, welcher bei decapitirten Thieren, die durch künstliche Respiration mit Sauerstoff versehen wurden,

1) Physiologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Respiration. Hannover 1817. S. 147.

2) Archiv für Anatomie und Physiologie 1862. S. 672.

3) Oeuvres etc. Deuxième mémoire p. 56 und 57.

das Venenblut in der *v. cava inferior* fast so hellroth werden sah wie in der Aorta, während eine sehr beträchtliche Zahl künstlicher Lufteinblasungen gemacht wurde. Ich entsinne mich einer ganz ähnlichen Beobachtung an der äussern Drosselvene eines sonst ganz normalen Kaninchens, dessen Blut durch künstliche Einblasungen so mit Sauerstoff überladen wurde, dass das Thier selbst beim Aufhören der Respiration noch längere Zeit ohne willkürliche Athembewegungen liegen blieb.

Fassen wir die mitgetheilten Beobachtungen zusammen, so ergiebt sich: Wenn bei körperlichen Anstrengungen die Temperatur steigt, so darf die vermehrte Wärmeentwicklung nicht von der vermehrten Athemfrequenz an sich abgeleitet werden. Es bleibt Nichts übrig, als der Muskelthätigkeit den hauptsächlichen Antheil daran zuzuschreiben.

Drittes Capitel.

Beobachtungen, welche die Temperatur der Muskeln selbst während ihrer Thätigkeit zum Gegenstande haben.

A. Beobachtungen an Muskeln innerhalb des lebenden Organismus.

§ 8.

Becquerel und Breschet. Ziemssen. Valentin.

Becquerel und Breschet[1]) haben sich um die Frage nach der Muskelwärme dadurch ein grosses Verdienst erworben, dass sie durch Anwendung schärferer Untersuchungsmittel die Messungen der Muskeltemperatur verfeinerten. Sie benutzten nämlich thermoelektrische Nadeln (aus Eisen und Kupfer). Eins der Thermoelemente wurde durch den *musc. biceps* eines Menschen gestossen, während der Arm extendirt war, das andre in einen

1) Sur la chaleur animale. Ann. des sciences naturelles Zoologie. 2. Série. Bd. III. p. 257 ff.

Luftbehälter gesenkt, dem durch eine besondre Vorrichtung eine constante Temperatur von 36° C. ertheilt wurde. Eine einzelne Beugung des Armes bewirkte an dem Thermomultiplicator einen Ausschlag von 1—2 Graden. Bei wiederholten Beugungen und Streckungen, synchronisch mit den Oscillationen der Nadel ausgeführt, konnte eine Ablenkung von fünf Graden erzielt werden, welche einer Temperaturerhöhung von 0,5° C. entsprach. Beim Sägen stieg die Temperatur des *biceps* um 1° C.

Spätere Beobachter wandten sich wieder zum Thermometer zurück.

Ziemssen[1]) hat lehrreiche Untersuchungen am Menschen angestellt, indem er an die Haut, welche die als Versuchsobjecte dienenden Muskeln bedeckte, ein Thermometer anlegte und dann die betreffenden Muskeln durch Tetanisiren ihrer motorischen Nerven (mittelst der Duchenne'schen Methode) in tonische Contraction versetzte. Bei den meisten Versuchen war das Glied, an welchem experimentirt wurde, unbedeckt, bei einigen Controlversuchen mit einer dreifachen Lage Flanell umgeben. Ziemssen fasst die Ergebnisse seiner Versuche folgendermassen zusammen:

»Die durch faradische Reizung erzeugte Muskelcontraction erhöht die Temperatur in den betreffenden Muskeln und mittelbar in der dieselben bedeckenden Haut, ohne die Farbe der letzteren oder den normalen Füllungsgrad ihrer Venen zu ändern. Diese Temperatursteigerung ist um so bedeutender, je energischer die Contraction ist und je länger sie andauert; sie erregt den Versuchspersonen das Gefühl intensiver Wärme in den verkürzten Muskeln und ist von einer Volumszunahme[2])

---

1) Die Electricität in der Medicin. Berlin 1857. S. 16 ff.

2) In Vers. VI und VII wurden die Streckmuskeln des rechten Oberschenkels bei einem Paraplegischen tetanisirt. Der Umfang des Schenkels, in seiner Mitte an einer mit Höllenstein auf der Haut gezogenen Linie gemessen, betrug selbst mehrere Minuten nach dem Aufhören der Reizung noch mehr, als vor derselben z. B. Vers. VI Umfang 40 Cm. vor der Reizung. Diese währte 23 Min. Noch 25 Min. nach Beendigung derselben mass der Umfang 41 Cm. — Vers. VII: Vor der Reizung 40 Cm.; wiederholte Reizungen; 13 Min. nach Beendigung der letzten 42 Cm.

der letzteren begleitet, welche bei der Verkürzung der Extensoren den Umfang des Vorderarmes um ½—1 Cm., den Umfang des Oberschenkels um 1—2 Cm. vergrössert. Mittels des Thermometers lässt sich zwischen der hohen Temperatur über den verkürzt gewesenen Muskeln und der fast normalen Temperatur über den benachbarten nicht verkürzten Muskeln eine scharfe Grenze ziehen[1]. — In der ersten Minute der Muskelverkürzung fällt das Quecksilber fast constant um 0,1—0,5° C., steigt aber bei fortdauernder Contraction schon in der dritten Minute der Reizung wieder, um dann gleichmässig fortzuschreiten[2]. Bei Contractionen von mässiger Dauer steigt nach Beendigung derselben das Quecksilber in der ersten Minute am schnellsten, erreicht aber seine Acme bei der ersten Reizung jedesmal in der vierten bis sechsten Minute, bei späteren, schnell auf einander folgenden Reizungen, zwischen denen die Temperatur sich ihrem normalen Stande nicht einmal annähern kann, in kürzerer Zeit, selbst in der ersten Minute, wenn die Temperatur schon hoch steht.... Der Abfall der Temperatur geht langsam, aber ebenso gleichmässig vor sich als das Aufsteigen.«

Der Vollständigkeit wegen sei hier noch VALENTIN[3] erwähnt, der in neuester Zeit Versuche über die Wärmeentwicklung durch die Muskelthätigkeit bei winterschlafenden Murmelthieren mittelst der thermoelektrischen Methode angestellt hat. Er sah die Wärme der Muskeln steigen, sobald sie sich zusam-

---

1) In Vers. VII betrug die Wärme der Haut über den Adductoren des rechten Oberschenkels 20 Min. nach der Contraction der Strecker 34,8° C. Rückte man mit der Spindel des Thermometers auf den *m. sartorius* hinauf, so stieg das Quecksilber sofort auf 36° C., sank aber sogleich wieder, wenn die Spindel über die Grenze des *sartorius* hinaus auf die Adductoren rückte.

2) Wie hoch die Grenze der möglichen Temperatursteigerung bei andauernder Contraction liegt, hat ZIEMSSEN nicht festgestellt. Die Reizungsdauer lag meistens zwischen ½—5 Min. In Vers. VII aber wurde 23 Min. lang gereizt. Die Temperatur stieg von 33,7° C. nach anfänglichem Sinken auf 33,3° C. bis auf 36,3° C. (am Ende der 23. Reizungsminute), also um 2,6° C. Diese lange Reizung hinterliess keine Temperaturnachwirkung, sondern nach dem Aufhören derselben begann die Temperatur sofort zu sinken.

3) MOLESCHOTT's Untersuchungen Bd. IX. S. 227.

menzogen, gleichviel, ob sie durch unmittelbare elektrische Reizung oder auf reflectorischem Wege in Thätigkeit versetzt wurden.

§ 9.

Kritische Besprechung.

Glücklich in ihren Beobachtungen, waren die meisten der angeführten Forscher es weit weniger in der Deutung ihrer Ergebnisse.

Becquerel und Breschet fügen dem Referate über ihre Beobachtungen als Erklärung für dieselben hinzu: »l'agitation, le mouvement et en général tout ce qui détermine un afflux de sang tend donc à élever aussi la température des muscles; mais est cela la seule cause? le système nerveux ne joue-t-il pas aussi une rôle?« — Fragen, die zu beantworten sie sich scheuen. Die vermehrte Blutzufuhr also und vielleicht die Thätigkeit des Nervensystems sollen es sein, welche die Temperaturerhöhung im thätigen Muskel zu Stande bringen.

Aehnlich äussert sich, trotzdem dass die später zu erwähnenden Versuche von Helmholtz bereits bekannt waren, Ziemssen. »Eine genügende und umfassende Erklärung der bedeutenden Temperaturerhöhung dürfte vor der Hand schwierig sein, indessen müssen wir eine vermehrte Blutzufuhr wohl als den hauptsächlichsten Factor sowohl während der Contraction als nach dem Aufhören derselben ansehn.«

Hier wie dort wird also nur an eine vermehrte Wärmezufuhr zu dem Muskel durch Beschleunigung des Blutstromes in demselben gedacht; die Möglichkeit einer vermehrten Wärmeproduction an Ort und Stelle kommt gar nicht in Betracht. Die Annahme einer Circulationsbeschleunigung in dem thätigen Muskel scheint allerdings richtig zu sein, wie sich aus den Angaben der folgenden Autoren ergiebt.

Schon Brandis [1]) theilt als Beweis für den »stärkern Blutandrang« zu den bewegten Muskeln die von Wrisberg in seinen

---

1) Versuch über die Lebenskraft. Hannover 1795. S. 125.

anatomischen Vorlesungen gemachte Bemerkung mit, dass die Arterie des mehr bewegten Armes immer grösser sei als die des weniger bewegten, in den meisten Fällen also die des rechten grösser als die des linken, während bei Personen, die sich des linken Armes mehr bedienen, das Grössenverhältniss der beiderseitigen Arterien sich umkehrt, — Angaben, mit denen NASSE[1]) übereinstimmt, wenn er berichtet, dass in Gliedern, welche lange Zeit gelähmt sind, die Arterien abnorm klein gefunden werden.

W. F. EDWARDS[2]), welcher die Temperaturerhöhung des thätigen Muskels ebenfalls von einer vermehrten Blutzufuhr zu demselben und seiner Nachbarschaft ableitet, führt als Beweis für die letztere an, dass er bei einem athletisch gebauten Individuum die Haut des Vorderarmes durch kräftige Contraction seiner Muskeln roth werden sah, — eine Thatsache, bei der man freilich an die Erklärung denken könnte, dass das Blut, in den tonisch contrahirten Muskeln grössere Widerstände findend, in vermehrter Menge durch die darüber liegende Haut fliesst.

Dass ZIEMSSEN (a. a. O.) eine Umfangszunahme der Glieder, deren Muskeln längere Zeit tonisch contrahirt gewesen sind, durch Messungen nachwies, ist bereits oben bemerkt worden. Die Erklärung für diese Umfangsvergrösserung kann nur in einer vermehrten Anhäufung von Flüssigkeiten (Blut und Lymphe) gesucht werden. Der Füllungsgrad der Gefässe scheint nach dem Aufhören des Tetanus erst sehr allmählich auf das vor dem Beginn desselben vorhanden gewesene Maass zu sinken.

Ich habe bei Vergiftungsversuchen mit Strychnin an Fröschen mit einseitig durchschnittenem *nv. ischiadicus* oft bemerkt, dass der an dem Krampfe betheiligte Wadenmuskel der nicht operirten Seite blutgefüllter war als der andersseitige *gastrocnemius*.

LUDWIG und SCZELKOW[3]) endlich haben direct bei Versuchen an den hintern Extremitäten von Hunden beobachtet,

---

1) Art. Thierische Wärme in R. WAGNER's Hdwrtrb. IV. S. 59 ff.

2) Art. »Animal heat« in TODD's Cyclopaedia of anatomy and physiology. London 1839. S. 657.

3) Sitzungsber. der Wiener Akademie Bd. XLV. S. 200.

dass die mittlere Geschwindigkeit des Blutes im thätigen Muskel grösser ist als im ruhenden Muskel.

Es scheint demnach zweifellos, dass die den Muskel in der Zeiteinheit durchsetzende Blutmenge während der Thätigkeit grösser ist als während der Ruhe.

Trotzdem darf von dieser Circulationsbeschleunigung an sich die Temperatursteigerung des thätigen Muskels nicht abgeleitet werden. Denn erstens wissen wir durch die Untersuchungen von G. von Liebig und Cl. Bernard, dass das Venenblut, sofern dasselbe nicht aus oberflächlich gelegnen und deshalb starker Abkühlung ausgesetzten Gefässbezirken stammt, wärmer ist als das Arterienblut [1]. Das Blut nimmt also in den Organen Wärme auf, statt an dieselben Wärme abzugeben, wie es jene Erklärungsweise für die Temperatursteigerung thätiger Muskeln voraussetzt, welche dieselbe von einer Circulationsbeschleunigung während der Thätigkeit ableiten will. Zweitens aber zeigen Muskeln, welche dem Kreislaufe ganz entzogen sind, ebenfalls noch eine Temperaturerhöhung, wenn sie thätig werden, — eine Thatsache, welche in dem folgenden Abschnitte ausführlicher zu besprechen sein wird.

Die Geschwindigkeitssteigerung des Blutstromes im thätigen Muskel hat, teleologisch betrachtet, offenbar die Bedeutung, dem Organe, welches während der Thätigkeit Material verbraucht, schnellen Ersatz zu schaffen und das Verbrauchte zu entfernen, um eine mehr andauernde Thätigkeit zu ermöglichen.

§ 10.

Béclard's Versuche zur Ermittelung des Zusammenhanges zwischen der Wärmeentwicklung und der Arbeitsleistung der Muskeln.

An die in diesem Abschnitte bisher mitgetheilten Beobachtungen, welche lediglich den Zweck hatten, die Thatsache der Temperatursteigerung bei der Muskelthätigkeit festzustellen, schliesst sich eine Arbeit von Béclard [2], welche sich ein

1) Eigene Untersuchungen über die Wärme des Muskelvenenblutes habe ich bereits in Angriff genommen, aber noch nicht durchgeführt.

2) Archives générales de médecine. 1861. Janvier, Février et Mars.

weiter hinaus liegendes Ziel steckt. Dieser Forscher suchte nämlich festzustellen, ob die Wärmeentwicklung des thätigen Muskels in functionellem Verhältnisse zu der von ihm geleisteten Arbeit stehe. Er bezeichnet als »statische Contraction« eine solche, bei welcher dem Contractionsbestreben des thätigen Muskels Widerstand geleistet wird (durch ein angehängtes Gewicht, durch Zusammenziehung der Antagonisten u. s. f.), so dass keine mechanische Arbeit geleistet wird, als »dynamische Contraction«, eine solche, bei welcher der Muskel arbeitet, indem er Lasten hebt.

Eine erste Versuchsreihe wurde an Fröschen mit Hülfe eines thermoelektrischen Apparates ausgeführt. Die aus Eisen und Kupfer zusammengesetzten Thermoelemente waren nadelförmig; der Löthstelle wurde eine pfeilförmige Gestalt gegeben, um ein Ausgleiten der Nadeln aus den Muskeln bei der Zusammenziehung zu verhüten.

Die eine Hinterextremität eines passend fixirten Frosches wird vollständig vom Rumpfe getrennt und der Wadenmuskel derselben mit der einen Thermonadel versehen; die andere Hinterextremität wird durch Seidenfäden so befestigt, dass sie sich bei Zusammenziehung der Muskeln nicht bewegen kann, und dann das zweite Thermoelement in den Wadenmuskel derselben gesenkt. Um die Muskeln der letzteren Extremität in Zuckungen zu versetzen, wird das Rückenmark elektrisch gereizt, und zwar durch Aufnahme in den Kreis eines Bunsen'schen Elementes, welcher periodisch alle Secunden geschlossen und geöffnet wurde. Die Reizung dauerte durchschnittlich 10 Min.: in dieser Zeit erreichte die Erwärmung ihr Maximum. Wenn nach halbstündiger Ruhe die Nadel des Thermomultiplicators wieder zur Gleichgewichtslage zurückgekehrt ist, wird die fixirte Extremität losgebunden und an den Fuss ein kleines Gewicht so gehängt, dass dasselbe bei jeder Zuckung gehoben wird. Als wiederum 10 Min. lang Zuckungen vom Rückenmark aus ganz in der früheren Weise erregt worden waren, stieg die Temperatur des Schenkels zwar ebenfalls, aber weniger als in dem ersten Falle bei Verhinderung der Verkürzung. Das

Ergebniss blieb dasselbe, wenn die Ordnung des Versuches umgekehrt wurde.

Die Richtigkeit der Béclard'schen Angaben vorausgesetzt, würde aus diesem Versuche der wichtige, von dem Standpuncte der mechanischen Wärmetheorie aus als a priori wahrscheinlich vorauszusagende Satz folgen:

Der thätige Muskel entwickelt unter übrigens gleichen Umständen weniger Wärme, wenn er äussere Arbeit verrichtet, als wenn er durch Fixirung seiner Enden an der Verkürzung und also auch an der Arbeitsleistung verhindert wird.

Diess wichtige Resultat wurde durch eine zweite Versuchsform bestätigt. Es wurden gleichzeitig beide mit den Thermonadeln versehene Schenkel desselben Frosches in Thätigkeit versetzt, der eine fixirt, der andere frei und mit einem Gewichte versehen. Der Ausschlag der Nadel des Thermomultiplicators wies durch seine Richtung direct die stärkere Erwärmung des fixirten, also nicht arbeitenden Schenkels nach.

Ich unterlasse es, auf die zahlreichen Fehlerquellen, welche bei derartigen Versuchen störend einwirken, genauer einzugehen; die Folge wird sie hinreichend kennen lehren. Doch möchte ich erwähnen, dass Béclard selbst an die stärkere Verdunstung auf der Oberfläche der sich frei bewegenden Extremität als eine mögliche Fehlerquelle dachte und deshalb eine Anzahl von Versuchen in einem mit Wasser gesättigten Raume anstellte. Diese fielen zwar nicht immer schlagend zu Gunsten des fixirten Schenkels aus, doch zeigte andrerseits auch niemals der arbeitende Schenkel eine entschieden höhere Temperatur als der befestigte.

Die geringe Zuverlässigkeit seiner Methode ist übrigens Béclard nicht entgangen. Wenn er aber als einen der Gründe, welche die Genauigkeit stören, wörtlich anführt: »Le phénomene du poids qui monte et qui descend determine dans le muscle des actions complexes, dont il est impossible de tenir compte avec les animaux«, so muss ich offen bekennen, dass der Sinn dieses Satzes mir nicht klar geworden ist.

Eine zweite längere Reihe von Versuchen stellte Béclard an

dem *musc. biceps* seines rechten Armes an. Ungefähr auf der Mitte desselben wird mit einer Flanellbinde das Quecksilberreservoir eines feinen Thermometers befestigt, um die Temperaturerhöhung durch die Muskelthätigkeit zu messen. Es wurde nach folgenden drei Methoden gearbeitet:

Erste Methode. *a*) Statischer Versuch. Ein mit der Hand umfasstes Gewicht wird durch Flexion des Vorderarmes (tonische Contraction des *m. biceps*) fünf Minuten lang gehalten, jedoch nicht ununterbrochen. An dem Gewichte war nämlich ein Seil befestigt, welches über zwei Rollen hinweg zur linken Hand des Experimentators ging, so dass diese dem rechten Arme die Last zeitweilig abnehmen konnte. Der rechte Arm hielt nun die Last 10—20 Sec. lang und wurde dann ebenso lange durch die linke Hand von derselben befreit, um während der darauf folgenden 10—20 Sec. von Neuem das Tragen zu übernehmen u. s. f. Wenn auf diese Weise fünf Minuten hindurch verfahren wurde, war das Halten des Gewichtes dem rechten Arme im Ganzen nur 2½ Min. lang zugemuthet worden.

b) Dynamischer Parallelversuch. Der rechte Arm hebt durch Flexion des Vorderarmes dasselbe Gewicht um 16 Ctm., darauf übernimmt der linke Arm das Senken des Gewichtes zur Ausgangshöhe, während der rechte Arm sich unbelastet streckt, um das Gewicht zum zweiten Male zu heben u. s. f. fünf Minuten hindurch. Der *m. bisceps* war hier in Summa ebenso lange thätig, wie bei dem statischen Versuche. Doch sind beide Versuche dadurch verschieden, dass in dem zweiten äussere Arbeit verrichtet wird, in dem ersten nicht.

Die Erwärmung fiel immer geringer aus, wenn durch die Muskelthätigkeit Arbeit verrichtet wurde.

Zweite Methode. *a*) Statischer Versuch. Der rechte Arm hält ein bestimmtes von der Hand umfasstes Gewicht ununterbrochen durch Flexion des Unterarmes fünf Minuten lang, der *biceps* ist also anhaltend contrahirt, ohne äussere Arbeit zu verrichten.

b) Dynamischer Parallelversuch. Dasselbe Gewicht wird abwechselnd durch Flexion des rechten Unterarmes in einer gewissen Zeit um 16 Ctm. gehoben und darauf in dersel-

ben Zeit um ebensoviel gesenkt. Die abwechselnde Verkürzung und Verlängerung des *m. biceps* wurde ebenfalls fünf Minuten lang fortgesetzt. Genau betrachtet, ist auch bei diesem Versuche der *m. biceps* ununterbrochen tonisch contrahirt, aber nicht gleichmässig, sondern mit periodisch steigender und sinkender Energie. Beim Heben des Gewichtes nimmt die Energie des Tetanus zu, beim Senken desselben nimmt sie ab. Die Temperatursteigerung soll in beiden Versuchen gleich gross gewesen und bei dem »dynamischen« Versuche unabhängig von der Anzahl der in 5 Minuten ausgeführten Hebungen und Senkungen sein.

Dieses auffallende Resultat dürfte sich nur aus der zu wenig empfindlichen Messungsmethode erklären; da die Energie des Tetanus in dem ersten Versuche im Durchschnitte grösser ist, als in dem zweiten, muss dort auch eine bedeutendere Wärmeentwicklung erwartet werden, als hier. Die Temperaturdifferenz in beiden Fällen wird aber für die Anzeige durch ein Quecksilberthermometer zu gering gewesen sein. Béclard giebt für seine Beobachtung eine sehr sonderbare und mir nicht verständliche Erklärung. Ausgehend von der durch die mechanische Wärmetheorie wahrscheinlich gemachten Annahme, dass der thätige Muskel, wenn er äussere Arbeit verrichtet, weniger Wärme entwickeln müsse, als wenn er keine Arbeit leistet, reflectirt er in folgender Weise weiter: »Si, d'un côté, la montée du poids pendant deux minutes et demie a tendu à diminuer la température musculaire dans la proportion du travail mécanique produit, d'un autre côté la descente du même poids (descente qui n'est pas libre, soutenue qu'elle est par le muscle contracté) détermine dans le muscle un effet précisement opposé, qui tend à augmenter la température musculaire suivant une proportion équivalent à la destruction d'une quantité égale de travail mécanique. D'un côté il y a tendance à l'élévation de la température, de l'autre il y a tendance à l'abaissement; ces deux effets mesurés par le même poids se compensent; on doit avoir et on a en effet dans l'expérience de mouvement une température égale à celle de l'expérience de l'équilibre.« — Theorie und Erfahrung stimmen also auf's Beste, aber bei seinen theoretischen

Schlüssen scheint *B.* in einem handgreiflichen Irrthume befangen zu sein. Wenn man ein Gewicht allmählich senkt, und zwar so, dass dasselbe mit der Geschwindigkeit gleich Null auf der Unterlage ankommt, leistet man dasselbe, als wenn man dasselbe Gewicht um dieselbe Höhe hebt. Wenn ein Körper von dem Gewichte p um die Höhe h gehoben wird, ist die geleistete Arbeit bekanntlich gleich ph. Wenn ein Körper von der Masse m um die Höhe h fällt, erlangt er eine Endgeschwindigkeit $v^2 = 2gh$ und damit eine lebendige Kraft $= \frac{mv^2}{2}$. Soll derselbe mit der Geschwindigkeit gleich Null unten ankommen, so muss die lebendige Kraft, welche er durch den Fall erlangen würde, durch eine gleich grosse und der Fallrichtung entgegengesetzt gerichtete Kraft aufgehoben werden. Diese Kraft wird geleistet werden können durch eine Arbeit, deren Grösse äquivalent $\frac{mv^2}{2}$ ist. Da nun aber $v^2 = 2gh$ ist, wird die erforderliche Arbeit $\frac{m}{2} \cdot 2gh = mgh = ph$ sein müssen. D. h. also: wenn ein Gewicht p durch den Arm um die Höhe h so gesenkt wird, dass es unten mit der Geschwindigkeit gleich Null ankommt, muss der Arm dasselbe leisten, wie wenn er das Gewicht p um die Höhe h zu heben hat. Es ist hiernach nicht einzusehen, weshalb die Temperaturänderungen in dem Arme beim Heben und beim Senken entgegengesetzten Sinnes sein sollen.

Wie wenig thatsächlich begründet der ganze Ideengang Béclard's ist, darüber scheint er bei seiner dritten Versuchsmethode selbst in's Reine gekommen zu sein.

Dritte Methode. Ausgehend von der Vorstellung, dass beim Heben eines Gewichtes (»positive Arbeit«) weniger und beim Senken desselben (»negative Arbeit«) mehr Wärme erzeugt werden müsse, als beim ruhigen Halten, macht Béclard folgende Versuchsentwürfe: *a*) der erste Versuch soll das Gegenstück zu der ersten Methode bilden und nach ganz demselben Plane angestellt werden, nur dass beim »dynamischen« Versuche der rechte Arm, statt das Gewicht regelmässig zu heben, während der linke das Senken übernimmt, diesmal das Gewicht senkt, während das Heben dem linken Arme anvertraut ist. Béclard erwartet, dass die Wärmeentwicklung unter diesen Umständen

zu Gunsten des dynamischen Versuchs ausfallen werde. *b*) Der rechte Arm soll eine bestimmte Anzahl von Hebungen (ohne die zugehörigen Senkungen), in einem zweiten Falle dieselbe Zahl von Senkungen (ohne die zugehörigen Hebungen) machen. Nach BÉCLARD's Vorstellungen müssen diese Parallelversuche eine grössere Temperaturdifferenz liefern, als alle früheren Methoden.

Diese *experimenta crucis* für seine Theorie scheint BÉCLARD aber entweder gar nicht oder doch mit anderem als dem erwarteten Erfolge angestellt zu haben. Wenigstens sind bestimmte Versuche oder deren Ergebnisse nicht mitgetheilt.

Die Bemühungen BÉCLARD's, zwischen der Wärmeentwicklung und der Arbeit der Muskeln ein vermittelndes Band zu finden, haben also nur zu einem Resultate geführt, das nicht schon von vornherein eine grosse Wahrscheinlichkeit gegen sich hat: zu dem Ergebnisse, dass unter übrigens gleichen Umständen der thätige Muskel weniger Wärme entwickelt, wenn er äussere Arbeit leistet, als wenn diess nicht der Fall ist. Wie weit diese, vom Standpuncte der mechanischen Wärmetheorie aus sehr plausible Angabe richtig ist, werden wir später sehen.

B. Beobachtungen an Muskeln, welche dem Kreislaufe entzogen sind.

§ 11.

Bunzen. Helmholtz.

Aus älterer Zeit ist hier nur eine Beobachtung zu erwähnen. BUNZEN[1]) senkte ein Luftthermometer[2]) in die Muskelmasse an der Innenseite des Oberschenkels einer eben getödteten Kuh. Drei grosse Nerven des Oberschenkels, wahrscheinlich der *cruralis, obturatorius* und *ischiadicus* waren mit Zink,

1) GILBERT's Annalen 1807. Bd. XXV. S. 157. Im Original (Beitrag zu einer künftigen Physiologie. Kopenhagen 1805) habe ich den Versuch leider nicht einsehen können.

2) Die Kugel besass $\frac{1}{2}$ Zoll Durchmesser, die Röhre $\frac{1}{4}$ Lin. Durchmesser; letztere war mit einer in Linien getheilten Scala versehen. Als Index diente ein in der Röhre befindliches Quecksilbertröpfchen.

die Muskeln des Unterschenkels mit Silber armirt. Als die Armaturen der Muskeln und Nerven vereinigt wurden, stieg der Quecksilberindex um 9 Linien. Wurde die Kette wechselsweise geöffnet und geschlossen, so blieb das Quecksilbertröpfchen stehen, bis die Erregbarkeit erschöpft war. Bei einem zweiten Versuche an einem ziemlich grossen Lamme stieg das Quecksilbertröpfchen bei Schliessung der Kette um eine Linie. Der Einwand, dass die Wirkung auf das Thermometer nach Schliessung des Stromkreises eine rein physikalische gewesen, fällt weg, da das Steigen des Thermometers mit der Erregbarkeit der Muskeln abnahm.

Seitdem hat Niemand an den Muskeln todter Thiere oder an ausgeschnittenen Muskeln experimentirt bis auf Helmholtz[1]), in dessen Arbeit die Untersuchungen, welche nur darauf abzielten, die Thatsache der Wärmeentwicklung durch die Muskelthätigkeit festzustellen, ihren endgültigen Abschluss finden. Der Helmholtz'sche Aufsatz hat eine solche Berühmtheit erlangt, dass es überflüssig wäre, die Einzelnheiten seiner oft beschriebenen Versuche zu schildern. Ich will nur erwähnen, dass eine eigenthümlich construirte thermoelektrische Säule (aus drei Neusilber-Eisenelementen von der Form platter bandartiger Streifen zusammengesetzt) und ein empirisch graduirter Thermomultiplicator von so grosser Empfindlichkeit benutzt wurde, dass ein Temperaturunterschied der geraden und ungeraden Löthstellen jener Thermosäule von 0,0074° C. eine Ablenkung der Multiplicatornadel von einem Grade hervorbrachte. Die Versuche wurden an Fröschen angestellt. Bei 2—3 Minuten langem Tetanisiren der einen hintern Extremität, die nur noch durch die Nerven mit dem übrigen Körper in Verbindung stand, vom Rückenmarke aus wurde eine Temperaturerhöhung der Musculatur des Oberschenkels von 0,14—0,18° C. erzielt (entsprechend einer Nadelablenkung von 7—8 Graden).

So wichtig der Fortschritt durch Helmholtz's Versuche war, so wurde durch die Thatsache der Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit, welche erst jetzt über allen Zweifel fest-

---

1) Müller's Archiv 1848. S. 144.

stand, doch nur der erste Schritt auf einem neuen Felde der Untersuchung gethan. Es ist wohl nur durch die Schwierigkeit der Untersuchung erklärlich, dass es so lange Zeit währte, bis HELMHOLTZ Nachfolger fand, welche die an seine Untersuchungen sich anknüpfenden wichtigen Fragen weiter verfolgten.

§ 12.

Matteucci. Solger. Meyerstein und Thiry.

In seiner Fragestellung ging schon BÉCLARD[1]) über HELMHOLTZ hinaus. Denn während Letzterer lediglich das Factum, dass die Thätigkeit der Muskeln mit Wärmeentwicklung verbunden sei, constatirt hatte, suchte Ersterer nach einem Zusammenhange der Wärmeentwicklung mit den mechanischen Leistungen des Muskels. Er blieb aber in der Methode seiner Untersuchung weit hinter unserm berühmten Landsmanne zurück, theils weil er hauptsächlich Quecksilberthermometer zur Messung anwandte, theils weil er seine Versuche an vom Blute durchströmten Muskeln anstellte. Die Circulationsveränderungen in dem contrahirten Muskel müssen ihrerseits die Temperaturänderungen desselben wesentlich beeinflussen und dadurch die Reinheit der Resultate trüben.

Schon vor BÉCLARD scheint MATTEUCCI[2]) sich bemüht zu haben, durch messende Versuche den Beweis dafür zu liefern, dass im Muskel auf dieselbe Weise, wie in der Dampfmaschine, lebendige Kraft durch Verbrennung erzeugt werde. Aus der nur in kurzem Auszuge gegebenen Mittheilung seiner Versuche lässt sich so viel entnehmen, dass er bei Berechnung der in dem Muskel durch Verbrennung (von Kohle) freiwerdenden lebendigen Kraft die Wärme ganz ignorirt, — obschon er angiebt, mit Hülfe sehr feiner Quecksilberthermometer in ausgeschnittenen Froschmuskeln die Temperatur bei der Zusammenziehung um 0,5° C. steigen gesehen zu haben. — Ich kann mir deshalb eine weitere Besprechung seiner Beobachtungen ersparen.

---

1) s. oben § 10.

2) Recherches sur les phénomènes physiques et chimiques de la contraction musculaire. Cpt. rend. 1856. XLII. 648.

Das Unbefriedigende der Resultate Béclard's veranlasste mich, im Sommer 1862 einen physikalisch tüchtig durchgebildeten meiner Schüler, Hrn. Solger aufzufordern, in meinem Institute eine Untersuchung über die Abhängigkeit der Wärmeentwicklung der Muskeln von der von ihnen geleisteten Arbeit anzustellen. Hr. Solger blieb jedoch bei Voruntersuchungen stehen [1]). Zwei von ihm bemerkte Erscheinungen lenkten seine Aufmerksamkeit von der ursprünglich gestellten Aufgabe ab. Mit Thermoelementen aus Neusilber und Eisen und einer Wiedemann'schen Spiegelboussole als Thermomultiplicator arbeitend, sah er, wenn die Oberschenkelmuskeln des Frosches vom *nv. ischiadicus* aus tetanisirt wurden, beim Beginne des Tetanus den Magneten der Boussole eine Bewegung im Sinne einer Abkühlung der in den Schenkel versenkten Löthstelle machen, bevor eine Ablenkung im Sinne einer Erwärmung derselben eintrat, — eine Erscheinung, die er mit dem Namen der »negativen Wärmeschwankung« bezeichnete. Er beobachtete ferner, dass nicht selten namentlich dann, wenn der Muskel nicht zu lange tetanisirt worden war, nach dem Aufhören des Tetanus die Ablenkung des Spiegels noch eine Zeit lang im Sinne einer fortdauernden Temperatursteigerung der von der thätig gewesenen Muskelmasse umgebenen Löthstelle sich vergrösserte, bevor ein allmählicher Rückgang eintrat. Von diesen beiden Erscheinungen musste namentlich die »negative Wärmeschwankung« auffallend erscheinen und den Verdacht nahe legen, dass sie nicht sowohl einer wirklichen Temperaturerniedrigung der Muskelsubstanz, als irgend welchen physikalischen Fehlerquellen ihre Entstehung verdanke. Solger entschied sich nach Beseitigung einiger wesentlicher Einwürfe für die physiologische Natur des Phänomens, während ich selbst zweifelhaft blieb und meinen Bedenken auch in einer Anmerkung zu der Solger'schen Arbeit Ausdruck gab [2]).

---

1) vgl. dessen Dissertation: De musculi calore, Vratislaviae 1862; und »Studien des physiol. Instituts zu Breslau« II, 125.

2) vgl. Studien des physiol. Instituts zu Breslau, II, 143. Anm. (»Schliesslich möchte ich mir die ausdrückliche Bemerkung gestatten, dass mir die von Hrn. Dr. Solger mitgetheilte Beobachtung der »negativen

Ungefähr um dieselbe Zeit, als SOLGER seine Beobachtungen anstellte, beschäftigten sich mit derselben Frage nach dem functionellen Verhältnisse zwischen der Wärmeentwicklung in dem Muskel und der von ihm geleisteten Arbeit die Herren Dr. MEYERSTEIN und Dr. THIRY im physiologischen Institute zu Göttingen [1]). Auf die Arbeit dieser Forscher, welche in engster Beziehung zu meinen eigenen Untersuchungen steht, werde ich ausführlicher eingehen müssen.

Als Messinstrument diente das MEISSNER-MEYERSTEIN'sche Elektrogalvanometer, welches mit einer passenden Drathrolle und einem astatischen Systeme von 10,5 Secunden Schwingungsdauer versehen wurde. Der Astasirungsgrad konnte durch ein Paar Hülfsmagnete regulirt werden. Die Thermosäule bestand aus zwei Neusilber-Eisenelementen, welche in ein Holzkästchen eingeschlossen waren und nur die zugespitzten, zum Einstossen in den Muskel bestimmten Löthstellen aus demselben hervorragen liessen. Die in der Mitte der Säule befindlichen Enden der Thermoelemente gingen in zwei cylindrische, rechtwinklig auf jene aufgesetzte Messingstäbchen aus, welche als Drehungsaxe für die einem Wagebalken ähnliche Säule dienten. Diese Axen drehten sich in cylindrischen Lagern, welche durch die obern plattgeschlagenen und canalförmig umgebogenen Enden zweier vertical stehender Messingpfeiler dargestellt wurden, deren untere runde Enden mit den Leitungsdräthen des Galvanometers in Verbindung standen. Bei dieser Einrichtung konnte der Muskel, in welchem die Löthstellen sich befanden, sich verkürzen, während letztere den Bewegungen ungehindert folgten. Die Empfindlichkeit des Apparates unter den bei den Versuchen angewandten Bedingungen (Astasirungsgrad, Aufstellung des Fernrohrs und der Scala) ging so weit, dass eine Ab-

---

Wärmeschwankung« noch einer näheren Untersuchung mittelst feinerer Apparate bedürftig erscheint, ehe sie als sichere physiologische Thatsache angesehen werden kann.«)

1) Eine erste Ankündigung, dass diese Forscher mit Untersuchungen über die Muskelwärme beschäftigt seien, erschien in den Gött. Anz. vom 28. Jan. 1863, die Mittheilung der Resultate in HENLE und PFEUFER's Zeitschrift XX, 45.

lenkung um einen Scalentheil einer Temperaturdifferenz der Löthstellen von 0,00239° C. entsprach. Es konnte aber noch $^1/_{10}$ Scalentheil durch Schätzung abgelesen werden. — Das Untersuchungsobject war der Wadenmuskel des Frosches.

Zunächst bestätigen die Göttinger Forscher SOLGER's »negative Wärmeschwankung«; sie fanden, dass die Grösse derselben, bei verschiedenen Muskeln im Allgemeinen verschieden, bei ein und demselben Muskel um so bedeutender ausfalle, je weniger derselbe belastet sei, je grösser also die Verkürzung bei der Zusammenziehung ausfalle. Durch sorgfältige Controle aller möglichen Fehlerquellen glaubten sie sich von der physiologischen Natur des auffallenden Phänomens überzeugt zu haben und halten es für das Wahrscheinlichste, dass dieselbe auf einer plötzlich im Momente der Zusammenziehung eintretenden Aenderung der specifischen Wärme des Muskels beruhe.

Ich will gleich hier bemerken, dass diese paradoxe scheinbare Abkühlung des Muskels dennoch auf einer physikalischen Fehlerquelle beruht, welche trotz ihrer Bemühungen weder SOLGER noch MEYERSTEIN und THIRY aufgefunden haben.

Was nun die Hauptaufgabe betrifft, die »Menge« der producirten Wärme mit der geleisteten Arbeit zu vergleichen, so sind unsere Autoren in der Lösung derselben nicht gerade glücklich gewesen.

Sie waren nicht im Stande, das Problem direct in Angriff zu nehmen, da ihnen die directe Messung der Arbeitsleistung nicht gelang. Einzelne Zuckungen gaben nämlich an ihrem Apparate keine genügenden Temperaturausschläge; sie waren deshalb auf den Muskeltetanus angewiesen!, dem sie die beträchtliche Dauer von zehn Secunden geben mussten, um genügend grosse Wärmeausschläge zu erhalten. Während des Tetanus verrichtet der Muskel äussere Arbeit nur so lange, als er sich verkürzt und das angehängte Gewicht hebt. Auf dem Maximum der Verkürzung angekommen, dem unmittelbar eine, je nach dem Ermüdungsgrade mehr oder weniger langsame Ausdehnung folgt, leistet der Muskel von jetzt ab nur innere Arbeit, das Gewicht tragend oder haltend (»statische Arbeit«). Die Grösse der »statischen« Arbeit während des Haltens des



Gewichtes hängt ab: 1) von der Grösse des Gewichtes; 2) von der Dauer des Tragens; 3) von dem Contractionsgrade des Muskels während des Tragens. Der ersten dieser drei Grössen wird die »statische« Arbeit proportional sein. Sie würde sich auch der zweiten proportional verhalten, wenn nicht während der Dauer des Tetanus die Länge des Muskels sich fort und fort änderte. In welchem functionellen Verhältnisse die innere Arbeit zu der dritten Grösse, dem Contractionsgrade, steht, lässt sich gar nicht sagen, nur so viel mit Sicherheit annehmen, dass mit dem Grade der Zusammenziehung, bei welcher ein und dasselbe Gewicht von dem tetanisirten Muskel gehalten wird, die innere Arbeit wächst. Unter diesen Umständen lässt sich die gesammte (äussere und innere) Arbeitsleistung des tetanisirten Muskels nicht berechnen. Meyerstein und Thiry schlagen einen Umweg ein, um mit Vermeidung der erörterten Schwierigkeiten zu einem der Gesammtarbeit wenigstens proportionalen Maasse zu gelangen. Sie wollen »das Gewicht und damit die Grösse der statischen Arbeit constant lassen und allein an der veränderten Hubhöhe beurtheilen, ob die Arbeitsleistung grösser oder geringer war.« Nun ändert sich aber die statische Arbeit mit der Hubhöhe, bleibt also nicht strenge constant, aber doch nahezu constant, wenn immer nur zwei bezüglich der Hubhöhe »nicht allzufern stehende« Versuche mit einander verglichen werden. In den später angeführten Versuchsbeispielen werden freilich Hubhöhen verglichen, welche um das Doppelte bis Vierfache sich ändern (S. 70 No. 4); man könnte billig zweifeln, ob auch da noch die innere Arbeit nahezu constant ist. Doch wollte ich gern zugeben, dass die von den Verfassern benutzte approximative Schätzung bei der nicht ausreichenden Feinheit ihrer Hülfsmittel immer noch der beste ihnen offenstehende Ausweg wäre, wenn nicht ein anderer Umstand, über den Meyerstein und Thiry auffallender Weise stillschweigend hinfortgehen, die Lösung des von ihnen gestellten Problems ernstlich gefährdete. Um nämlich bei gleicher Belastung die Hubhöhe und damit die Arbeit zu ändern, bleibt nur ein doppeltes Mittel. »Theils wurde die Reizstärke variirt,

theils wurde bei gleichbleibendem Reize die Arbeitsgrösse zu ändern einfach der Ermüdung überlassen« (S. 70).

Damit ändert sich unter den Händen der Beobachter die, wenn ich sie recht verstehe, ursprünglich gestellte Aufgabe. Ein stark gereizter Muskel kann nicht mit einem schwach gereizten und ein frischer nicht mit einem ermüdeten verglichen werden, wenn es darauf ankommt zu ermitteln, ob die mechanische Arbeit und die Wärmeproduction in einem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnisse von einander stehen, denn mit der Stärke der Reizung und mit dem Grade der Ermüdung ändert sich natürlich die Summe der im Muskel der Oxydation anheimfallenden Stoffe. Um an einer Dampfmaschine die gesetzlichen Beziehungen der von ihr geleisteten Arbeit zu der producirten Wärme zu demonstriren, wird man nicht die Maschine ein Mal mit hundert und das zweite Mal mit zweihundert Centnern Kohle heizen: es versteht sich ja ganz von selbst, dass im zweiten Falle mehr Arbeit und gleichzeitig mehr Wärme producirt wird als im ersten Falle. Man wird vielmehr bei ein und derselben Summe des Heizmaterials die Maschine in einem Falle stark arbeiten lassen, in einem zweiten Falle wenig oder gar nicht, um sich zu überzeugen, dass die Arbeit und die Wärme in der bekannten Relation zu einander stehen, welche in der mechanischen Wärmetheorie ihren Ausdruck findet. Die Anwendung auf die MEYERSTEIN-THIRY'schen Versuche liegt auf der Hand. Wenn der Muskel schwächer oder stärker gereizt wird, wenn derselbe mehr oder weniger ermüdet ist, ändert sich die durch die Reizung freiwerdende Gesammtsumme lebendiger Kräfte (Wärme + Arbeit), weil sich die Gesammtsumme des der Umsetzung anheimfallenden Materials ändert. Jene Versuche können also im besten Falle nur zur Beantwortung der, übrigens immerhin wichtigen und interessanten Frage führen, ob bei Verringerung oder Steigerung der Gesammtsumme von lebendigen Kräften (durch Ermüdung, durch Abschwächung, resp. Verstärkung des Reizes), welche in dem Muskel durch die Reizung ausgelöst werden, die Wärme und die Arbeit in gleichem oder in ungleichem Verhältnisse sich ändern. Einen Aufschluss aber über die wichtigere Frage

nach dem innern Zusammenhange der Wärmeentwickelung und der mechanischen Leistung zu geben, sind jene Versuche nicht geeignet.

Wenn mir demnach die Methode der MEYERSTEIN-THIRY'schen Versuche im Principe nicht zweckentsprechend scheint, so bin ich — die Darlegung meiner eigenen Versuche wird das Nähere lehren — auch mit mehreren ihrer Resultate keineswegs einverstanden. Ich werde diese Differenzen unserer Ergebnisse erst später besprechen und will hier nur noch das Hauptresultat der Forschungen jener Gelehrten aufführen. Wenn durch Veränderung der Reizung oder der Ermüdung des mit einem constanten Gewichte belasteten Muskels die Hubhöhe und damit die Arbeit variirt wird, so ändert sich die Wärmeproduction proportional der Hubhöhe, — das ist der wichtigste ihrer Sätze. Dieses Gesetz der Proportionalität zwischen Arbeit und Wärmeentwicklung soll auch bei Aenderung der Belastung hervortreten, namentlich wenn die Rechnung so ausgeführt wird, dass man zu der in Grammmillimetern ausgedrückten »dynamischen« Arbeit noch eine der Anzahl der gehobenen Gewichtseinheiten gleiche Zahl von Arbeitseinheiten (als eine der »statischen« Arbeit proportionale Grösse) addirt (S. 71 und 72).

Mit der letzteren Angabe scheint mir freilich eine andere (S. 68) in directem Widerspruche zu stehen, dass es für die Wärmeproduction ohne constanten Einfluss sei, ob der Muskel ein Gewicht hebe — also arbeite —, oder sich unbelastet contrahire — also nur ein Minimum von Arbeit verrichte — oder durch ein zu grosses Gewicht ganz an der Verkürzung verhindert werde — also gar nicht arbeite. Nur zuweilen, aber durchaus nicht constant, habe der unbelastete Muskel weniger Wärme entwickelt als der belastete, wenn beide in gleicher Weise gereizt wurden. Wie weit diese Angaben richtig, wird sich später ergeben.

Zweiter Abschnitt.

Eigene Untersuchungen.

Viertes Capitel.

Entwicklung der zu untersuchenden Fragen.

§ 13.

Der Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit.

Der Wadenmuskel eines mittelgrossen Frosches hat ein Gewicht von 0,5 Grm., also ein Volumen von ungefähr 0,47 Ccm. [1]). Diese kleine Maschine hebt, durch den Magnetelektromotor in Thätigkeit versetzt, mit Leichtigkeit ein Gewicht von 500 Grm. um 5 Millimeter.

Der linke Ventrikel des menschlichen Herzens leistet bei einem Gewichte von 150—160 Grm. in 24 Stunden eine Arbeit von 65988 Kilogrammetern [2]).

Es würde als ein Wunder der Technik gelten, wenn ein Mechaniker eine Maschine zu Stande brächte, die bei gleichem Umfange gleiche Arbeit zu verrichten im Stande wäre.

Eine der schönsten Aufgaben der Physiologie liegt in der Frage, durch welche Einrichtungen der Muskel zu so überraschenden Leistungen befähigt wird.

---

1) Das specifische Gewicht der Froschmuskelsubstanz gleich 1,0583 gesetzt. Ed. Weber in R. Wagner's Handwörterbuch III. 2. S. 88.

2) Die durch eine Ventrikelsystole entleerte Blutmenge zu 0,188 Kgrm., den Blutdruck am Anfange der Aorta zu 250 Mm. Quecksilber, die Pulsfrequenz zu 75 in der Minute angenommen. — Beiläufig bemerkt, rührt die erste Berechnung der Arbeit des Herzens als Product der von dem Ventrikel bei der Zusammenziehung entleerten Blutmenge und der am Anfange der Aorta herrschenden Druckhöhe aus dem Jahre 1748 her: Passavant, De vi cordis Diss. inaug. in Haller's Disputat. anat. Vol. VII. p. 329.

Wir haben in neuester Zeit hinreichende Anhaltspuncte gewonnen, um behaupten zu dürfen, dass die bei seiner Thätigkeit im Muskel frei werdenden lebendigen Kräfte in letzter Instanz einem Stoffumsatze im Innern des Organes ihren Ursprung verdanken, welcher vorwiegend den Charakter der Oxydation trägt.

Bei der Muskelthätigkeit nehmen die im Wasser löslichen Extractivstoffe des Muskels an Gewicht ab, die in wasserhaltigem Spiritus und in absolutem Alkohol löslichen Extractivstoffe an Gewicht zu[1]).

Bei angestrengter Muskelthätigkeit entwickelt die Muskelsubstanz eine durch Lackmuspapier nachweisbare freie Säure, wahrscheinlich Fleischmilchsäure[2]).

Was die Albuminate der Muskeln betrifft, so hat man früherhin die Frage, ob dieselben durch die Muskelanstrengung oxydirt werden, durch quantitative Bestimmungen der vierundzwanzigstündigen Harnstoffmenge des Menschen bei ruhigem körperlichem Verhalten und bei kräftiger körperlicher Bewegung zu erledigen gesucht. Verschiedene Forscher kamen zu verschiedenen Resultaten[3]): die Einen fanden den Harnstoff vermehrt (C. G. Lehmann, Simon, Beigel, Hammond, Genth, Speck, z. Th. L. Lehmann), die Andern nahmen keine Steigerung wahr (Mosler, Draper, in einem Falle L. Lehmann). Die sorgfältigsten Untersuchungen über diesen Gegenstand hat Voit (in dem unten citirten Werke) bekannt gemacht. Ein Hund wurde bei verschiedenen Fütterungsweisen (Hunger, Fleischnahrung) auf seine Harnstoffproduction untersucht, während er sich eine gewisse Zahl von Tagen in Ruhe befand, am andern Tage bei gleicher Diät in einem Laufrade bis zur Erschöpfung arbeitete. Die angestrengteste Arbeit hatte nur eine so geringe Vermehrung der Harnstoffausscheidung zur Folge,

---

1) Helmholtz in Müller's Archiv 1845. S. 72.

2) du Bois Reymond: De fibrae muscularis reactione ut chemicis visa est acida. Berolini MDCCCLIX. — Monatsberichte der Berliner Akademie vom 31. März 1859.

3) vgl. Voit, Untersuchungen über den Einfluss des Kochsalzes, des Kaffee's und der Muskelbewegungen auf den Stoffwechsel. München 1860. S. 150.

dass VOIT dieselbe gar nicht als abhängig von der Muskelaction, sondern von Nebenumständen (gesteigerte Wasseraufnahme, Verstärkung der Herz- und Athembewegungen) betrachtet und aus seinen Beobachtungen mit grosser Sicherheit den Schluss ziehen zu dürfen glaubt: »Es wird nach starker Arbeit in 24 Stunden nicht mehr Eiweiss zum Zustandekommen der Arbeit zersetzt wie in der Ruhe auch«.

Aber dieser Schluss von VOIT scheint, unbeschadet der grössten Genauigkeit seiner Harnstoffbestimmungen, auf die man bei einem so gewiegten Chemiker selbstverständlich zuverlässig rechnen kann, doch nicht ganz sicher zu sein. Es bleibt der Einwurf möglich, dass bei dem angestrengt arbeitenden Hunde neben dem allerdings unbedeutenden Harnstoffüberschusse grössere Mengen der Vorläufer des Harnstoffes unter den Oxydationsproducten der Albuminate, Kreatin und Kreatinin aufgetreten seien. Vor Allem aber steht VOIT's Schlussfolgerung mit direct an den Muskeln gewonnenen Erfahrungen nicht im Einklange.

Nach LIEBIG[1]) zeigte das Fleisch eines Fuchses, welcher 200 Tage lang in der Gefangenschaft gehalten worden war, während er mit Fleisch gefüttert wurde, noch nicht den zehnten Theil derjenigen Menge Kreatin, welche von einem gleichen Gewicht Fleisch von in der Freiheit lebenden und auf der Jagd erlegten Füchsen erhalten wurde. Derselbe Forscher empfiehlt das Herz des Ochsen als wegen seines bedeutenden Kreatinreichthums besonders zur Darstellung dieses Körpers geeignet.

Neuerlich fand SAROKOW[2]), dass in tetanisirten Muskeln Kreatin in Kreatinin umgewandelt und durch die Muskelthätigkeit die Gesammtmenge des Kreatin und Kreatinin[3]) erhöht wird.

---

1) Chemische Untersuchung über das Fleisch. Heidelberg 1847. S. 36.

2) VIRCHOW's Archiv. XXVIII. 544.

3) Die Vermehrung ist freilich nicht sehr bedeutend. 100 Th. ruhender Muskel enthielten an Kreatin und Kreatinin, auf Letzteres berechnet, 0,17—0,19 Th., 100 Th. tetanisirter Muskel 0,19—0,22 Th.

Damit stimmt eine vorläufige Mittheilung von J. RANKE[1]) überein, nach welcher an dem Stoffverbrauche während des Tetanus das Muskeleiweiss betheiligt sein soll.

Alles zusammengenommen kann es kaum noch als zweifelhaft angesehen werden, dass die Albuminate dem in den thätigen Muskeln stattfindenden Oxydationsvorgange ebenfalls, wenn auch nur in geringer Menge, erliegen.

Als Product des Stoffumsatzes, welcher während der Muskelthätigkeit stattfindet, ist ferner noch der Zucker zu nennen: SCHERER[2]) fand im Herzen des Ochsen Inosit in grosser Menge; nach RANKE[3]) entsteht durch den Muskeltetanus ein von ihm noch nicht näher beschriebener Zucker.

Endlich wissen wir durch die Untersuchungen von VALENTIN[4]) und LUDWIG & SCZELKOW[5]), dass der Gasaustausch in den Muskeln während der Thätigkeit eine erhebliche Aenderung erleidet: der thätige Muskel verbraucht grössere Mengen von Sauerstoff und excernirt grössere Mengen von Kohlensäure als der ruhende Muskel. Während ferner von dem letzteren mehr Sauerstoff aufgenommen als Kohlensäure abgegeben wird, steigt in dem ersteren die Kohlensäureexcretion viel schneller als die Sauerstoffabsorption, so dass der Bruch $\frac{CO^2}{O}$ grösser als die Einheit werden kann, eine Thatsache, die sich nur so erklären lässt, dass zu der Kohlensäurebildung nicht bloss der absorbirte, sondern auch in dem Muskel wahrscheinlich in chemischer Verbindung vorräthiger Sauerstoff verwandt wird. Die angeführten Erfahrungen reichen vollständig aus, um jeden Zweifel über die letzte Quelle der bei der Muskelthätigkeit auftretenden lebendigen Kräfte zu beseitigen: sie entstammen den Spannkräften der im Muskel vorräthigen oxydabeln Substanzen und des Sauerstoffes. Wie in der Dampfmaschine, entsteht die lebendige Kraft in dem Muskel durch Verbrennung.

---

1) Medicin. Centralblatt. Berlin 1859. S. 81.

2) Annalen der Chemie und Pharmacie 1850. Bd. LXXII. S. 322.

3) a. a. O.

4) Archiv f. physiologische Heilkunde. Jahrg. 1857. S. 285.

5) in SCZELKOW's Arbeit: Der Gasumtausch in verschiedenen Organen des Körpers. Wiener Sitzungsberichte Bd. XLV.

§ 14.

Ansichten über den Zusammenhang der bei der Muskelthätigkeit auftretenden Kräfte.

So weit in unsern Vorstellungen von der Muskelthätigkeit durch empirisch gewonnene Kenntnisse gesichert, sind wir bei der weitern Analyse jenes Vorganges bis jetzt fast nur auf Vermuthungen und Hypothesen angewiesen. Die in dem Muskel durch die innern chemischen Processe frei werdenden Kräfte treten unter drei Formen auf: als elektrische Spannungen, die schon in dem ruhenden Organe ununterbrochen elektrische Strömungsvorgänge erzeugen, als mechanische Arbeit und als Wärme, welche erst in dem thätigen Organe ausgelöst werden. Wärme producirt der Muskel als lebendes Organ, wie alle übrigen Organe des Körpers, zwar auch im Ruhezustande: allein diese stetig andauernde Wärmeerzeugung hängt nur von den die Ernährung vermittelnden chemischen Processen ab[1] und kommt für die specifische Function des Muskels nicht in Betracht. Wir werden das Wesen der Muskelthätigkeit erst dann zu verstehen im Stande sein, wenn wir den functionellen Zusammenhang dieser drei Formen der Kraft bei der Thätigkeit kennen gelernt haben.

Was die elektrischen Ströme des Muskels und ihre Aenderung bei der Thätigkeit betrifft, so werde ich dieselben nicht in den Bereich der vorliegenden Abhandlung ziehen. Die negative Schwankung des Muskelstromes ist ein bis jetzt noch zu wenig aufgeklärter Vorgang, als dass man es wagen dürfte, an dieselbe eingehendere theoretische Betrachtungen zu knüpfen. Bessere Kräfte als die meinigen sind berufen hier in der Zukunft Licht zu schaffen.

---

1) Becquerel und Breschet fanden in der oben citirten Abhandlung, dass die Temperatur des ruhenden Muskels eine höhere ist als die des umgebenden Bindegewebes. Man könnte deshalb anzunehmen versucht sein, dass schon im unthätigen Zustande der Muskel Sitz einer vorzugsweise intensiven Wärmeentwicklung sei. Allein bei genauerer Durchsicht der Versuche jener Forscher wird eine andre Deutung nahe gelegt: sie untersuchten oberflächlich gelegenes Bindegewebe und tiefer gelegene Muskeln; daher die Temperaturdifferenz.

Dagegen werde ich die Frage zu beantworten suchen, in welchem innern Zusammenhange die Wärmeentwicklung und die mechanische Leistung des Muskels steht, eine Frage, zu deren Lösung bis jetzt wenig geschehen ist.

In der Dampfmaschine wird durch Verbrennung einer bestimmten Quantität Kohle eine bestimmte Summe von Spannkräften in lebendige Kraft umgesetzt, welche unter zwei Formen auftritt, als Wärme und als Arbeit. Die Summe beider, auf gleiche (Wärme- oder Arbeits-) Einheiten reducirt, ist immer gleich der in Wärme- resp. Arbeits-Einheiten ausgedrückten Verbrennungswärme der Kohle. Die Arbeit, welche die Maschine leistet, kann nur wachsen auf Kosten der Wärme, letztere nur auf Kosten der ersteren, so lange die verbrannte Kohlenmenge dieselbe bleibt.

Wenn ein Muskel von seinem Nerven aus gereizt wird, fallen in demselben oxydable Substanzen der Verbrennung anheim, d. h. Spannkräfte werden in lebendige Kräfte umgesetzt. Stellen wir uns für jetzt noch auf den Standpunct der bisherigen Kenntnisse, in der allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie, — deren Mangelhaftigkeit ich freilich später darthun werde, — so müssen wir voraussetzen, dass die Gesammtsumme der lebendigen Kräfte, welche durch Nervenreizung in dem Muskel ausgelöst wird, lediglich abhängt: 1) Von der Stärke des Reizes, 2) von der Erregbarkeit des Nerven, 3) von der Stelle des Nerven, welche gereizt wird, 4) von der Erregbarkeit des Muskels. So lange diese vier Factoren constant bleiben, muss nach den heute in der Physiologie giltigen Principien bei jeder Reizung dieselbe Summe von Substanzen in dem Muskel verbrannt werden, also dieselbe Summe lebendiger Kräfte ins Spiel treten.

Nun ist aber seit Ed. Weber's trefflichen Untersuchungen bekannt, dass ein und derselbe Muskel bei ein und demselben Grade der (directen und indirecten) Anregung verschiedene Arbeit leistet, wenn er verschiedene Gewichte hebt. Belastet man denselben mit steigenden Gewichten, so nimmt die Grösse der geleisteten Arbeit bis zu einer gewissen Belastungsgrenze mit den Gewichten zu und erst bei noch höhern Belastungen wieder ab. Diese merkwürdige Thatsache verlangt eine Erklä-

rung. Man kann an verschiedene Möglichkeiten einer Deutung denken; erwägen wir nur einige.

Es wäre erstens denkbar, dass, wie in der Dampfmaschine, die Arbeit bei steigender Belastung wüchse auf Kosten der Wärme. In aller Schärfe hat meines Wissens zuerst J. R. Mayer[1]) einen derartigen Zusammenhang zwischen der Wärmeentwicklung und der Arbeit als möglich hervorgehoben: »Während der Muskel sich verkürzt, wird die bald bedeutende, bald geringe Leistung hervorgebracht; gleichzeitig geht in den Capillaren des Muskels ein Oxydationsprocess von statten, dem eine Wärmeproduction entspricht; von dieser Wärme wird bei der Action des Muskels ein Theil »latent« oder aufgewendet, und dieser Aufwand ist proportional der Leistung oder dem Producte aus dem gehobenen Gewichte in die Höhe oder dem Producte aus dem bewegten Gewichte in das Quadrat der Geschwindigkeit, oder überhaupt: dieser Aufwand ist proportional dem erzeugten mechanischen Effect; der Muskel, um in einer bekannten Terminologie zu reden, verwendet Wärme im *status nascens* zu seiner Leistung« (a. a. O. S. 87). Diese Auffassung klingt äusserst ansprechend und hat sich seither in der Physiologie unter der Hand vielfach ausgebreitet; aber ein Beweis für die Richtigkeit derselben lag dem geistvollen Forscher nicht vor. Um sie zu prüfen, muss man bei gleicher Reizung den Muskel verschiedene Gewichte heben lassen und dabei die jedesmal geleistete Arbeit mit der entsprechenden Wärmeentwicklung vergleichen. — Mit grosser Bestimmtheit ist als Gegner der Ansicht Mayer's in neuerer Zeit C. Voit[2]) aufgetreten. Er bestreitet, freilich ohne recht einleuchtende Gründe, die Möglichkeit, dass die Wärme im Körper sich in Bewegung der Materie umsetzen könne, und nimmt vielmehr nach einer Reihe nicht ungezwungener Reflexionen an, dass bei der Muskelthätigkeit elektrische Spannungen im Muskel sich in mechanische Effecte umsetzen, — eine Auffassung, die sich bisher keine Freunde erwerben konnte.

1) Die organische Bewegung in ihrem Zusammenhange mit dem Stoffwechsel. Heilbronn 1845.

2) Untersuchungen über den Einfluss des Kochsalzes u. s. f. auf den Stoffwechsel. München 1860. S. 198 ff.

Dagegen hat sich eine andre Anschauung dieser Verhältnisse vielfach Bahn gebrochen, die, von ganz verschiedenen Gesichtspuncten ausgehend, Ed. Weber in seinem mit Recht berühmten Artikel »Muskelbewegung« aufgestellt hat. Ich bin genöthigt die Kernpuncte der Weber'schen Betrachtung hier hervorzuheben, weil wir später mehrfach mit derselben zu thun haben werden [1]).

Wenn der Muskel in Thätigkeit versetzt wird, nimmt derselbe unter dem Einflusse der Reize eine neue natürliche Form an: seine Fasern werden kürzer und dicker; gleichzeitig wird die Dehnbarkeit des Muskels vergrössert oder seine Elasticität verringert. Belastet man den verkürzten Muskel mit einem Gewichte, so wird er ausgedehnt, bis er eine Länge erreicht hat, bei welcher seine elastischen Kräfte sich mit der Last ins Gleichgewicht gesetzt haben. Dieselbe Länge nimmt er an, wenn er mit demselben Gewichte zuerst belastet und darauf gereizt wird: denn durch die Reizung werden seine Fasern aus der dem unthätigen Zustande entsprechenden natürlichen Form in die dem thätigen Zustande entsprechende natürliche Form übergeführt. Durch das Gewicht aus der letztern Form entfernt, strebt er vermöge seiner Elasticität dieselbe anzunehmen und hebt das Gewicht, bis sich wiederum seine elastischen Kräfte mit demselben ins Gleichgewicht gesetzt haben. Bei der Thätigkeit des Muskels kommt ein physiologischer und ein rein physikalischer Factor in Betracht. Der physiologische Factor liegt darin, dass der Muskel aus der natürlichen Form, die der Ruhe zukommt, übergeht in die natürliche Form, die der Thätigkeit zukommt; der physikalische Factor darin, dass der Muskel vermöge seiner Elasticität die neue Form zu erhalten sucht, wenn er sie bereits angenommen, oder zu erreichen sucht, wenn er aus derselben entfernt ist. Der physiologische Factor bleibt, abgesehen von der Ermüdung des Muskels, bei gleicher Reizung immer derselbe. Der physikalische Factor ändert sich mit der Grösse der den Muskel belastenden Gewichte: denn die elastischen Kräfte, welche im Momente der Thätigkeit in dem Muskel wach geru-

1) R. Wagner's Handwörterbuch III. 2. Vgl. besonders S. 110 ff.

fen werden, wachsen unter übrigens gleichen Umständen mit der Grösse der belastenden Gewichte, weil sie zunehmen mit der Differenz der Länge, die der belastete Muskel wirklich besitzt, und derjenigen Länge, die für ihn durch die Thätigkeit zur natürlichen im WEBER'schen Sinne wird. Hängen wir also an den Muskel verschiedene Gewichte, um ihn darauf in Thätigkeit zu versetzen, so wird, abgesehen von der Ermüdung, dem Muskel jedesmal dieselbe ideale Form während der Thätigkeit zukommen: die reale Form, welche er annimmt, hängt lediglich von der Elasticität und der Last, die sich mit jener ins Gleichgewicht setzt, ab.

Die eben entwickelten Grundzüge der Anschauungen WEBER's reichen in der That aus, um sehr viele Momente bei der Muskelthätigkeit zu erklären. Noch vor kurzer Zeit hat L. HERMANN vom Boden der WEBER'schen Theorie aus in einem trefflichen Aufsatze[1]) die von ihm entdeckte Thatsache zu deuten gewusst, dass, gleiche Reizung des Nerven vorausgesetzt, bei verschiedener Belastung des Muskels durch die Reizung den Gewichten proportionale mechanische Kräfte ausgelöst werden, so lange es sich um Zuckungen von minimaler Grösse handelt, — eine beachtenswerthe Uebereinstimmung der Thatsache und der Theorie.

Wie wird sich, die Richtigkeit dieser Theorie vorausgesetzt, die Wärme verhalten müssen, wenn der jedesmal auf dieselbe Weise gereizte Muskel verschiedene Gewichte hebt und damit verschiedene Arbeit leistet? Da nach WEBER dem Muskel unabhängig von der Belastung jedesmal dieselbe ideale Form während der Thätigkeit zukommt —, selbstverständlich abgesehen von Aenderungen derselben durch die Ermüdung —, da also der eigentlich physiologische Vorgang bei der Thätigkeit immer derselbe ist, nämlich immer in derselben Aenderung der Form und Elasticität des Muskels besteht, so wird auch die diesem constanten Vorgange zu Grunde liegende Mischungsänderung, unabhängig von der Belastung des Muskels, jedesmal dieselbe sein müssen. Gleichviel, welches Gewicht der Muskel in

1) Arch. f. Anatomie und Physiologie. 1861. S. 369.

der Ruhe trägt oder während der Thätigkeit hebt: bei gleicher Reizung wird jedesmal dieselbe Summe von Substanzen im Muskel oxydirt werden. Da das Heben der Gewichte aber nur Sache der physikalischen Elasticität des Muskels ist, und nicht auf einer Benutzung der durch die innere Oxydation frei werdenden lebendigen Kräfte beruht, wird auch jedesmal dieselbe Wärme in dem Muskel frei werden müssen. Die durch die Oxydation umgesetzten Spannkräfte haben ja überhaupt nur zweierlei zu leisten: 1) eine Formänderung herbeizuführen, welche immer dieselbe ist; 2) Wärme zu erzeugen. Da die eine Leistung constant ist, muss es die zweite ebenfalls sein [1]).

1) Nach EDLUND (POGGEND. Ann. 1861. Bd. 114, S. 1) erfährt ein Metalldrath, welcher innerhalb der Elasticitätsgrenzen gedehnt wird, eine Abkühlung, welche proportional der mechanischen Kraft sich verhält, durch welche die Ausdehnung verursacht wird. Wenn sich hierauf das Metall zusammenzieht und dabei eine ebensogrosse äussere Arbeit verrichtet als die, welche bei der Ausdehnung verloren ging, so erwärmt sich das Metall ebensoviel, als es sich im ersten Falle abgekühlt hat. Wenn dagegen das gestreckte Metall sich zusammenzieht, ohne bei der Zusammenziehung eine äussere mechanische Arbeit zu verrichten, so erwärmt sich dasselbe mehr als im ersten Falle. Der Unterschied zwischen beiden Erwärmungen ist proportional der äussern mechanischen Arbeit, welche das Metall während der Zusammenziehung in dem einen Falle verrichtet.

Die Richtigkeit der WEBER'schen Anschauung vorausgesetzt, musste sich mir die Frage aufdrängen, ob der vermöge seiner Elasticität ein Gewicht hebende thätige Muskel bei seiner Zusammenziehung sich in thermischer Beziehung ähnlich verhalte wie der Metalldrath: bei gleichem Verhalten müsste er sich mehr erwärmen, wenn er ein leichtes, als wenn er ein schweres Gewicht hebt. Ich prüfte deshalb an ruhenden Muskeln und überhaupt an thierischen feuchten Geweben, ob bei der Dehnung derselben durch Gewichte und bei der Entlastung ähnliche Temperaturveränderungen wie bei einem Metalldrahte auftreten. Zu meiner Ueberraschung glaubte ich zu finden, dass feuchte Gewebe durch Dehnung wärmer und durch die auf die Entlastung folgende elastische Zusammenziehung kälter werden. Diese in die erste Zeit meiner Untersuchungen fallenden Resultate sind jedoch, wie ich später mit viel besseren Apparaten ausgerüstet gesehen, von Fehlern behaftet gewesen, die mir später zu eliminiren gelungen ist. Ich habe später bei der Dehnung und elastischen Zusammenziehung feuchter Gewebe überhaupt keine constante, irgend an meinem Apparate in Betracht kommende thermische Wirkung beobachtet. Diess ist auch sehr viel natürlicher, wenn man überlegt, dass bei den Metalldräthen die Abkühlung bei der Deh-

§ 15.

Genauere Bezeichnung der zunächst zu untersuchenden Fragen.

Liegt in den bisherigen Untersuchungen über die Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit hinreichendes Erfahrungsmaterial vor, um uns mehr der Theorie MAYER's oder der Theorie WEBER's geneigt zu machen? Ich glaube nicht.

Zwar könnten die in § 10 mitgetheilten Versuche BÉCLARD's ein Gewicht für MAYER in die Wage werfen. B. beobachtete ja, dass ein Muskel weniger Wärme entwickelt, wenn er durch seine Verkürzung ein Gewicht hebt, als wenn er durch Fixirung seiner Enden an der Contraction verhindert wird, also keine Arbeit leistet. Aber einerseits wird Niemand bei der Durchsicht der BÉCLARD'schen Versuche verkennen, dass ihnen diejenigen Garantieen der Sicherheit fehlen, die man Experimenten von so grosser Tragweite wünschen muss; andrerseits hat BÉCLARD nur ganz vereinzelte Fälle untersucht, zu wenig, um Schlüsse auf eine allgemeine Gesetzlichkeit zu gestatten.

Die Bemühungen, welche HIRN zu dem Zwecke anstellte, nachzuweisen, dass die mechanischen Leistungen des Organismus zu seiner Wärmeproduction in demselben Verhältnisse stehen wie in der Dampfmaschine, sind aus mehrfachen Gründen als gescheitert zu betrachten (vgl. C. VOIT a. a. O. S. 196).

Endlich sind die oben in § 12 mitgetheilten Versuche von MEYERSTEIN und THIRY für die Beantwortung unsrer Frage nicht zu verwerthen, weil diese Forscher die Muskelarbeit entweder durch Aenderung der Reizstärke oder durch Aenderung des Ermüdungszustandes des Muskels variirten, in beiden Fällen also die Gesammtsumme der im Muskel frei werdenden lebendigen Kräfte änderten, was einen Vergleich der bei verschiede-

---

nung von der dabei stattfindenden Volumsvergrösserung und die Erwärmung bei der Zusammenziehung von der Volumsverminderung herrührt. Hiernach ist das zu berichtigen, was ich betreffs dieser Puncte in meiner ersten vorläufigen Mittheilung (Medicin. Centralblatt 1863, S. 545) gesagt habe.

nen Versuchen beobachteten Wärme- und Arbeitswerthe unmöglich macht.

Wir stehen also auf einem noch so gut wie unbearbeiteten Boden, wenn wir uns die Aufgabe stellen, zu ermitteln,

wie sich die Wärmeproduction des Muskels ändert, wenn bei gleicher Reizung und bei gleichem — oder doch nur innerhalb controlirbarer Grenzen verändertem — Erregbarkeitszustande des Nerven und des Muskels die Arbeitsleistung des letzteren innerhalb möglichst weiter Grenzen verändert wird.

Sollte uns eine Lösung dieser schwierigen Aufgabe gelingen, so wird damit ein nicht unwesentlicher Beitrag zur Kenntniss der innern Vorgänge bei der Muskelthätigkeit geliefert sein. Denn wir werden damit entscheiden können, ob die Muskelarbeit auf einer Umsetzung von Wärme in mechanische Kraft (Mayer), oder ob sie wesentlich auf der Aeusserung der elastischen Kräfte des Muskels (Weber) beruht, oder ob endlich in dem thätigen Muskel Vorgänge stattfinden, deren Wesen weder durch die eine noch durch die andre dieser Theorieen erschöpfend bezeichnet wird.

Fünftes Capitel.

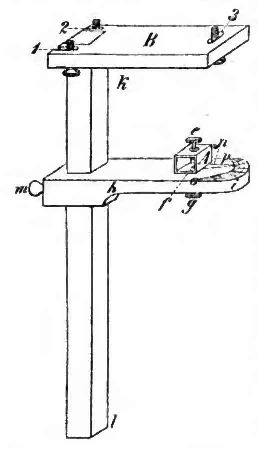
Die zu der vorliegenden Untersuchung benutzten Apparate.

§ 16.

Das Galvanometer.

Beim Beginn meiner mittelst eines thermoelektrischen Apparates am Muskel ausgeführten Temperaturmessungen diente mir als Galvanometer die bekannte Wiedemann'sche Spiegelboussole, versehen mit einem Rollenpaare dicken Drathes. Der Magnetspiegel des Instrumentes wurde durch einen geraden

Magnetstab astasirt, welcher unterhalb des Consols, auf dem die Boussole stand, an einer passenden Vorrichtung angebracht war. Er wurde nämlich in eine viereckige Messinghülse *A* gesteckt, deren Querschnitt dem des Magneten entsprach, und in derselben durch die Schraube *e* so fixirt, dass gerade seine Mitte von der Hülse umfasst wurde. Die letztere war befestigt auf dem obern Ende eines verticalen cylindrischen Messingzapfens *f*, der unten, nachdem er das hölzerne Brettchen *hi* durchbohrt, mit einem Knopfe *g* endet. Die Bohrung des Brettchens für den Zapfen war metallisch ausgefüttert, sodass der in der Hülse steckende Magnetstab mit Leichtigkeit in jeden beliebigen Azimuth eingestellt werden konnte, indem die Hülse mittelst ihres Zapfens um eine verticale Axe in dem Brettchen gedreht werden konnte. Um eine bestimmte Azimuthalstellung wenigstens nahezu schnell wiederzufinden, war vorn an der Hülse ein Zeiger *p* angebracht, der auf einer Gradtheilung spielte. Das Brettchen *hi* ist auf einem verticalen vierseitigen Holzprisma *kl* verschiebbar und mittelst der Schraube *m* feststellbar. Das Prisma war senkrecht in ein Brettchen *B* eingeschroben, welches mittelst dreier durch die drei Schlitze 1, 2, 3 gehender messingener Druckschrauben an die Unterfläche des Consols so angeschroben wurde, dass die Mitte des astasirenden Magnetstabes, welche in der Messinghülse *A* gerade über dem als Drehungsaxe dienenden Zapfen *fg* befindlich war, vertical unter dem Coconfaden der Boussole sich befand. Es ist leicht ersichtlich, wie mittelst dieser Vorrichtung jede beliebige Annäherung des Magnetstabes an den Spiegel und jede Azimuthalstellung herstellbar war. Nachdem die Windungen der Boussole in den magnetischen Meridian gebracht waren, musste dem compensirenden Magnetstabe dieselbe Stellung er-



theilt werden. Mit Hülfe der planparallelen Glasplatte, welche den Hohlcylinder der kupfernen Hülse der Boussole, in dem sich der Magnetspiegel befindet, vorn schliesst, findet man die Meridianstellung des Magnetstabes ohne Schwierigkeit. Man hält vor diese Glasplatte vertical einen hellen Kupferdrath, von welchem die planplane Glasplatte ein mattes, der Spiegel ein helleres Spiegelbild entwirft. Diese beiden Spiegelbilder und die Mitte der im Magnetspiegel abgebildeten Pupille des Beobachters, welcher von vorn her auf den Spiegel blickt, müssen sich decken, wenn der Spiegel, der Magnetstab und die in dem Meridian befindliche (weil den Windungen parallele) Glasplatte unter einander parallel und in dem Meridian stehen sollen.

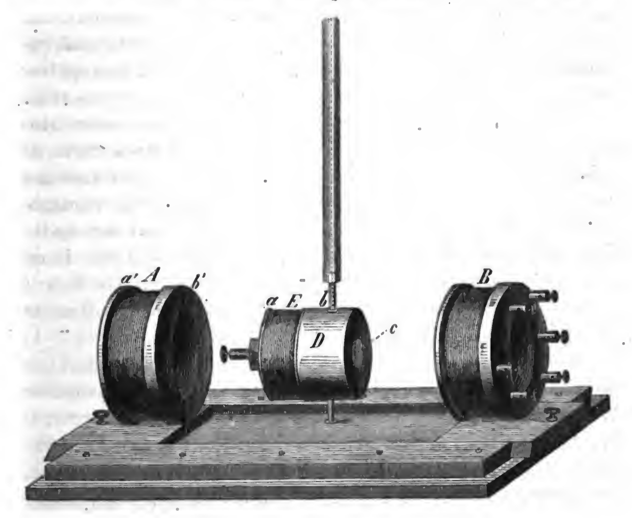
So sehr ich nun auch durch Annäherung des compensirenden Magnetstabes an den Spiegel den letzteren astasiren mochte, die Boussole erlangte trotz der Anwendung der unten zu beschreibenden Thermosäule nicht die für meine Bedürfnisse ausreichende Empfindlichkeit. Zwar kann man, theoretisch genommen, die Empfindlichkeit des Instrumentes bis zu jedem beliebigen Grade vergrössern, indem man den Compensationsmagneten mehr und mehr nähert; allein *in praxi* darf man hierin nicht zu weit gehen, weil zuletzt die Gleichgewichtslage des Magnetspiegels sich fort und fort ändert.

Unter diesen Umständen entschloss ich mich zur Anwendung des Meyerstein'schen Elektrogalvanometers. Die Empfindlichkeit des Instrumentes übertraf die meiner Boussole erheblich, allein dasselbe erwies sich aus einem andern nicht vorauszusehenden Grunde als für mich nicht brauchbar. Schon sehr geringe Erschütterungen des Gebäudes, durch in der Ferne[1]) vorüberfahrende Wagen vorursacht, versetzten den Ablesungsspiegel desselben nicht bloss in sehr starke verticale Oscillationen, deren Grösse wegen der Schwere der an dem Coconfaden hängenden Metallmasse viel bedeutender ausfällt, als bei der Wiedemann'schen Boussole, sondern auch in erhebliche

1) Die nächste Fahrstrasse ist von dem Gebäude des Institutes 70 Schritt entfernt. Aber schon in einer dreifach entfernten Strasse vorüberrollende Wagen störten die Ablesung erheblich.

Pendelschwankungen, wie es mir scheint, von der asymmetrischen Gestalt des durch den Messingrahmen, den Magneten und den Spiegel repräsentirten Systems abhängig. Da ich nicht über einen von Grund aus aufgemauerten Pfeiler disponire, musste ich schon aus diesem Grunde den Gebrauch des Instrumentes wenigstens für feinere messende Versuche aufgeben. Ein zweiter Grund, welcher die Benutzung des Apparates erschwert, liegt darin, dass für grössere Ausschläge die Dämpfung nicht ausreichend ist. Bei der WIEDEMANN'schen Boussole geht der Magnet allerdings bei grossen Ablenkungen auch zuerst über die Gleichgewichtslage hinaus, aber auf der Rückkehr bleibt er dann in derselben stehen, während bei dem MEYERSTEIN'schen Instrumente die Einstellung erst nach mehreren Oscillationen stattfindet.

Ich kehrte nun zur WIEDEMANN'schen Boussole zurück und gelangte durch eine Aenderung derselben dazu, ihre Empfindlichkeit so weit zu steigern, dass sie der des MEYERSTEIN'schen Instrumentes mindestens gleichkam. Der beistehende



Holzschnitt zeigt die bekannte Boussole: in der Mitte den sehr dickwandigen Kupfercylinder *D*, welcher als Dämpfung für den in seiner Bohrung (*C*) hängenden Magnetspiegel dient, seitlich die beiden ursprünglich von Wiedemann angegebenen Rollen (*A* und *B*), welche über der Dämpfung bis zur gegenseitigen Berührung zusammengeschoben werden können. Ist das Letztere geschehen, so stehen beide Rollen, deren Breite viel grösser ist, als die halbe Breite des Kupfercylinders, ein beträchtliches Stück über die Seitenflächen desselben hervor. Man denke sich nun in die Bohrung *C* eine Kupferröhre von gleichem Durchmesser eingesetzt, welche also die Lichtung der Bohrung verlängert und genau bis zur Ebene der vordern Fläche der Rolle *B* reicht, letztere ganz über die Dämpfung *D* geschoben gedacht, so bleibt zwischen dem äusseren Umfang dieser Röhre und der Innenfläche der Rolle *B* ein beträchtlicher Raum von ringförmigem Querschnitte übrig, welcher noch durch Drathwindungen ausgefüllt werden kann. Ich habe nun in die beiden Enden der Bohrung *C*, nach Entfernung der Verschlussmittel derselben, solche Kupferröhren einsetzen und mit Windungen dicken Drathes umgeben lassen. Dadurch sind zwei Hülfsrollen entstanden, von denen die eine *E* links in ihrer Stellung am Apparate gezeichnet ist. Die Breite jeder Hülfsrolle ist so genommen, dass ihr vorderer Rand *a* von der Mitte der Dämpfung *b* genau so weit absteht, wie der Vorderrand der Hauptrolle *a'* von dem Hinterrande derselben *b'*. Die Lichtung der Hülfsrollen ist auf der dem Ablesungsfernrohr zugekehrten Seite mit einer planparallelen Glasplatte, auf der andern Seite mit einer schwarzen Pappscheibe geschlossen. Die Enden der Windungen der Hülfsrollen gehen selbstverständlich in Klemmen über, um die nöthige Verbindung mit den Windungen der Hauptrolle herzustellen.

Diese Hülfsrollen steigern nun die Empfindlichkeit der Boussole ausserordentlich, aus dem einfachen Grunde, weil die Windungen derselben dem Magnetspiegel viel näher liegen, als die der Hauptrollen. Trotz dieser Annäherung wird die Proportionalität der Stromstärken zu den in Scalengraden ausgedrückten Ablenkungen innerhalb der bei meinen Versuchen in

Betracht kommenden Ablenkungsgrössen nicht wesentlich gestört, wie directe Versuche ergeben. — Bei der nicht zu umgehenden Grösse der Widerstände im Thermokreise bei meinen Versuchen, stellte es sich als vortheilhaft heraus, die Windungen der Haupt- und Hülfsrollen hintereinander, nicht nebeneinander, zu benutzen.

§ 17.

Die Thermosäule und ihre Aufstellung.

Die bisher für die Muskeluntersuchungen angewandten Thermoelemente hatten in der Regel die Form von Nadeln (Becquerel und Breschet, Valentin, Meyerstein und Thiry) oder von platten bandartigen Streifen (Helmholtz, Solger), welche in die Muskelmasse versenkt wurden. Neusilber und Eisen, Neusilber und Kupfer, Wismuth und Antimon dienten als thermoelektrische Combination.

Ich bin von dem Principe, die Thermoelemente in den zu untersuchenden Muskel einzuführen, aus mehrfachen Gründen abgegangen.

Erstens lässt sich die empfindlichste Combination, Wismuth-Antimon, nicht in die Form hinreichend spitzer Nadeln oder platter Bandstreifen[1]) bringen, wie sie für die Einführung in die Muskeln erforderlich ist; jene Metalle sind zu zerbrechlich. Man ist also bei jener Gestalt der Thermoelemente auf weniger empfindliche Metallverbindungen angewiesen.

Ferner lässt sich bei der Einsenkung in einen Froschmuskel nur ein einziges Thermoelement oder höchstens eine kleine Zahl

1) Matteucci hat (Cpt. rend. XLIII. 1053) Wismuth-Antimonelemente besessen, die so fein zugespitzt waren, dass sie in die Muskeln hineingesteckt werden konnten. Der hiesige Mechaniker Hr. Illner fertigt ganz vorzügliche Thermosäulen aus Wismuth und Antimon, die sich durch die feine Bearbeitung der einzelnen Stäbchen vor allen mir bekannten auszeichnen. Er erklärte sich aber ausser Stande, hinreichend spitze Nadeln aus diesen Metallen herzustellen. Beide Metalle werden durch die Legirung mit Zinn für die Bearbeitung gefügiger. Vielleicht hat Hr. Matteucci eine solche besser bearbeitbare Legirung benutzt.

benutzen, weil sonst der Muskel zu sehr verletzt wird, — eine neue Beschränkung der Empfindlichkeit des Apparates.

Drittens führt bei messenden Versuchen die Einsenkung der Löthstellen in den sich verkürzenden Muskel zu zwei Fehlern, die erhebliche Störungen veranlassen. Wo es sich nämlich darum handelt, den frei aufgehängten Muskel bei verschiedener Belastung sich contrahiren zu lassen, müssen die Thermoelemente den Bewegungen des Muskels, in dessen Substanz ihre Löthstellen geborgen sind, leicht folgen können. MEYERSTEIN und THIRY erreichten diess sehr geschickt, indem sie die Thermoelemente nach Art eines Wagebalkens um eine Axe drehbar machten; die zugespitzten Löthstellen, welche in den *m. gastrocnemius* gesteckt wurden, entsprachen den Enden des Balkens. (S. Näheres oben § 12.). Wenn nun, während der Muskel ruht, der Balken horizontal oder das in dem Muskel desselben steckende Ende höher steht als die Drehungsaxe, so ziehen sich bei der Contraction des senkrecht hängenden Muskels die Löthstellen unvermeidlich ein wenig aus dem Muskel heraus; steht bei der Ruhe des Muskels das in ihm geborgene Ende der Thermokette tiefer als die Drehungsaxe, ist also der Wagebalken schräge abwärts nach dem Muskel hin geneigt, so stossen sich bei der Contraction des Muskels die Löthstellen tiefer in denselben hinein. Die relative Lageänderung der Löthstellen im Muskel wird in beiden Fällen um so grösser, je bedeutender die Längenänderung ausfällt, also bei geringer Belastung grösser als bei bedeutender Belastung. Die Löthstellen verlassen jedesmal zum Theil diejenigen Puncte des Muskels, mit welchen sie vor der Zusammenziehung in Berührung waren, und gerathen während derselben mit neuen Puncten in Contact. Der Muskel ist nun aus naheliegenden Gründen immer ein wenig kälter als die ihn umgebende Luft. Er nimmt sehr allmählich die Temperatur derselben an, am schnellsten an den Puncten, welche mit den metallischen Thermoelementen in Berührung stehen. Bei der Contraction verlässt die Thermosäule die von ihr erwärmten Puncte und kommt mit weniger warmen in Berührung. Der durch die Wärmeentwicklung im Muskel bedingte Ausschlag wird verringert oder es tritt beim Anfange der Zusammenziehung

selbst ein Ausschlag im Sinne einer Abkühlung der in dem Muskel befindlichen Löthstelle ein. Dieser Fehler wird sehr verringert, wenn man die Frösche, an denen man experimentirt, Tage lang vorher in dem Experimentirzimmer selbst aufbewahrt und beim Wechsel des Wassers in ihren Behältern immer nur solches nimmt, welches ebenfalls längere Zeit in demselben Raume gestanden hat. Benutzt man dagegen Frösche, die in einem kälteren Raume, z. B. im Keller aufbewahrt sind, so wird der Fehler sehr gross. —

Ein fernerer Fehler der in Rede stehenden Methode liegt in Folgendem: Wenn man den Muskel, zwischen dessen Bündeln die Löthstellen sich befinden, mit steigenden Gewichten belastet sich zusammenziehen lässt, so drückt derselbe auf das von ihm umschlossene Element um so stärker, je schwerer das Gewicht ist, welches der Muskel trägt. Mit der Grösse des Druckes ändern sich aber die Leitungsverhältnisse zwischen Metall und feuchtem Gewebe, wie mich directe Controlversuche gelehrt haben. Dadurch verlieren die Beobachtungen bei verschiedenen Belastungen wesentlich an Vergleichbarkeit.

Alle diese Uebelstände, die ich allmählich im Verlaufe meiner Untersuchungen entdeckt, veranlassten mich, von der Methode des Versenkens der Löthstellen in den Muskel ganz abzugehen. Nach vielen, zum Theil noch mit den eben gerügten Fehlern behafteten Zwischenversuchen bin ich endlich bei folgendem Verfahren stehen geblieben, das, wie ich glaube, der Anforderung höchster Empfindlichkeit bei möglichster Verkleinerung der Fehler thunlichst entspricht.

Statt der nadelförmigen Thermoelemente benutze ich eine Wismuth-Antimonsäule von der gewöhnlichen Gestalt, wie sie die Physiker zu Versuchen über strahlende Wärme anwenden. Sie besteht aus sechzehn vortrefflich gearbeiteten Elementen. Ihr rechteckiger Querschnitt hat eine Höhe von 10 Mm. bei einer Breite von 5 Mm. Derselbe ist beiderseits mit Messinglack wasserdicht lackirt. Diese Säule ist nun mit dem Wadenmuskel des Frosches, an welchem ich alle Versuche angestellt habe, auf eine solche Weise in Verbindung gesetzt, dass sie demselben dicht anliegt, seinen Bewegungen bei der Zusammenziehung

mit Leichtigkeit folgt und bei jeder Belastungsgrösse desselben mit gleicher Kraft an denselben angedrückt wird. Der ganze Apparat ist sammt den Leitungen zum Galvanometer und den die elektrischen Ströme dem Nerven zuführenden Elektroden in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume aufgestellt. Die einzelnen Theile dieses complicirten Apparates sind folgende:

a) Die feuchte Kammer, welche nicht bloss zu diesen Versuchen, sondern zu sehr vielen andern Reizversuchen sehr bequem eingerichtet ist, hat folgende Gestalt.[1]) Ein hölzernes viereckiges Tischchen ruht auf vier 12 Ctm. hohen Füssen und ist ringsum an seinem Rande mit einer $2\frac{1}{2}$ Ctm. hohen, $2\frac{1}{2}$ Ctm. breiten Wasserrinne aus lackirtem Blech versehen, in welche ein Glaskasten von 35 Ctm. Höhe mit seinem untern freien Rande eingesenkt ist. Die vordere, dem Beobachter zugekehrte Wand des Glaskastens ist durch Aufziehn entfernbar. Die drei andern Seitenwände sind inwendig mit Flanell tapeziert, der in die Wasserrinne taucht und sich dadurch fortwährend feucht erhält. Die Decke des Kastens ist in der Mitte mit einer rechteckigen Oeffnung versehen, welche von einer viereckigen Gusseisenplatte (*ABCD*) zugedeckt wird. (Die Decke des Kastens selbst ist in der Figur nicht gezeichnet, sondern nur ihre Ränder sind durch zwei Parallellinien angedeutet.) Wie an dieser Platte mittelst einer cylindrischen Messinghülse *E* ein verschiebbarer verticaler Messingstab *FG*, wie an dem letzteren mittelst der Hülse *H* die Zange *I* befestigt ist, ergiebt sich aus der Figur von selbst. Ebenso ist ohne Weiteres ersichtlich, wie in den drei $1\frac{1}{2}$ Ctm. breiten Längsschlitzen (MM, M^1M^1, M^2M^2) der Holzplatte des Tischchens, welche von Messingschienen begrenzt werden, eine Anzahl von Messingschlitten verschiebbar und feststellbar angebracht ist (s. d. Fig. bei *O*). Jeder Schlitten wird von einem senkrecht aufgesetzten kurzen Stück Messingröhre (*P*) durchbohrt, welches durch Aufschneiden seines obern Endes federnd gemacht ist. Durch diese Röhrenstücke können

---

1) Vgl. Fig. II. der lithographirten Tafel, in welcher der mittlere Theil der feuchten Kammer mit der Thermosäule abgebildet ist. Die Kammer ganz zu zeichnen, würde zu viel Raum gekostet haben.

in Glasröhren eingelassene Leitungsdrähte, Halter und Klemmen für Muskeln und Nebenapparate u. s. f. gesteckt und mittelst des Schlittens an passendem Orte aufgestellt werden. Ich habe beiläufig zwölf solcher Schlitten, eine für manche Reizversuche nothwendige Zahl, anfertigen lassen.

Die freien Theile der Schlitze werden sorgfältigst durch Glasplatten geschlossen und auf dieselben flache Blechschalen mit Wasser gestellt, von solcher Form, Zahl und Anordnung, dass der ganze Boden der feuchten Kammer mit Ausnahme der von den Messingschlitten eingenommenen Stellen von einer freien verdunstenden Wasserfläche bedeckt ist. Auf diese Weise gelingt es trotz der Grösse der feuchten Kammer, in derselben Muskeln und Nerven sehr lange vor Austrocknung zu bewahren.

b) Die Aufstellung der Thermosäule. Die Thermosäule ist zunächst, wie Fig. II. α b zeigt, in ihrer Mitte von einem Messingringe (c) umfasst, der durch einen kurzen Messingcylinder (e) und eine Schraube (f) an das oberste Glied eines complicirten, später näher zu beschreibenden Hebelwerkes befestigt ist. Durch den Messingring sind isolirt zwei Dräthe hindurchgeführt, die einerseits mit den beiden Enden der Thermosäule verlöthet sind, andrerseits zu zwei Schräubchen (d) führen. Von den letzteren gehen zwei passend gebogene Kupferdräthe (g, g) zu zwei Quecksilbernäpfen (h, h). Weiter führt die Leitung i (Kupferdrath), k, l (durch Glasröhre isolirter Messingdrath) aus der feuchten Kammer heraus.

Die linke Seite der Thermosäule ist von einem viereckigen Korkrahmen von 4 Mm. Breite umschlossen, dessen feste Verbindung mit der Säule durch einen ihn auswendig knapp umgebenden Blechrahmen gesichert ist. Fig. I. zeigt diese Anordnung von der Querschnittsseite der Thermosäule her: α die Säule selbst, β den Kork-, γ den Blechrahmen.

An diese Seite der Thermosäule ist nun der Wadenmuskel eines möglichst grossen Frosches mit seiner Tibialfläche dicht angelegt, während die andre Seite der Säule von einem Stückchen Muskelfleisch bedeckt wird. Die Maasse der Säule sind so genommen, dass der Wadenmuskel grosser Frösche selbst bei stärkster Contraction ihren Querschnitt vollständig deckt. Das

untere Ende des Muskels wird mittelst einer feinen Nadel auf dem Korkrahmen festgesteckt (δ in Fig. I.).

Damit die Tibialfläche des Muskels recht dicht an der Thermosäule anliege, muss leztere so weit vorgeschoben werden, dass die obere Insertion des Muskels an dem *os femoris* nicht genau senkrecht über der Endfläche der Säule, sondern etwas mehr nach rechts hin (bei der in der Figur gezeichneten Stellung) liegt. Von der Achillessehne führt ein fester Faden durch den mittleren Schlitz der feuchten Kammer zu der unter derselben stehenden Schreibevorrichtung des Pflüger'schen Myographions. Die Durchgangsstelle des Fadens durch den Schlitz ist durch feuchtes Fliesspapier, welches an dem Faden selbst hängt, geschlossen.

Das complicirte Hebelwerk, an welchem die Thermosäule befestigt ist, hat den schon früher angedeuteten Zweck, erstens die Thermosäule den Bewegungen des Muskels durch Belastungen, welche ihn dehnen, oder durch active Contractionen leicht folgen zu lassen, zweitens zu bewirken, dass immer thunlichst dieselbe Stelle des Muskels der Thermosäule anliegt, drittens zu verhindern, dass bei Aenderungen der Belastung die Thermosäule mit verschiedener Kraft an den Muskel gedrückt wird.

Was zunächst den letzten Punct betrifft, so ist leicht ersichtlich, dass bei stärkerer Belastung der Muskel, dessen Tibialfläche nicht genau in einer Verticalebene hängt, sondern von der Thermosäule leicht concav eingedrückt ist, streben muss, sich gerade zu strecken. Stände die Säule fest, so würde in Folge dessen mit steigender Belastung der Muskel immer stärker an dieselbe angedrückt werden. Dies wird nicht mehr geschehn, wenn die Säule vor dem sich streckenden Muskel zurückweicht. Letzteres aber wird ermöglicht durch das bewegliche Parallelepipedon *pqrs*. Dasselbe ruht auf einem festen Messingstück, welches sich aus zwei rechteckigen Messingrahmen (*tt* und *vv*), jener vertical, dieser rechtwinklig zu jenem gestellt, und einem sie unbeweglich verbindenden Zwischenstücke *u* zusammensetzt. Dass dieses äusserst leicht bewegliche Parallelepipedon, wenn von der Seite des Muskels her auf die Thermosäule ein stärkerer

Druck ausgeübt wird, derselben eine horizontale Bewegung nach rechts parallel zu sich selbst gestattet, ist aus der Figur ohne Weiteres ersichtlich. Freilich bleibt der Druck der Thermosäule auf den Muskel dabei im strengsten Wortsinne nicht constant. Denn die kleine Feder *x*, welche an der Hinterseite des obersten Rahmens des Parallelepipedons befestigt ist und durch die Schraube *y* gespannt wird, übt einen dem Muskeldrucke entgegengesetzten Druck auf das Parallelepipedon aus, welcher steigt, wenn beim Zurückweichen der Thermosäule die Feder in stärkere Spannung geräth. Allein die Feder ist so ausserordentlich schwach, dass ihre Spannungszunahme bei den immerhin nur kleinen Excursionen der Thermosäule als verschwindend angesehn werden kann. Die Constanz des Druckes der Säule auf den Muskel wäre also gesichert. Die weitere Aufgabe, der Thermosäule eine leichte Beweglichkeit in verticaler Richtung zu gestatten, um den Verlängerungen und Verkürzungen des Muskels mit Leichtigkeit folgen zu können, erfüllt das untere Parallelepipedon (γtxy). Mit dem oberen Parallelepipedon durch das Stück *tttt* verbunden und durch den Messingstiel β getragen, auf welchem zunächst der Rahmen γ unbeweglich sitzt, besteht dasselbe aus zwei verticalen congruenten (*tt* und γ) und zwei horizontalen Rahmen, von welchen letzteren der obere zwar in seinem vorderen Stücke *yy* dem untern *xx* congruent ist, hinten aber durch die convergirenden Schenkel *zz* in den Stiel *z'* übergeht. Auf letzterem kann ein kugelförmiges Laufgewicht verschoben werden, welches dazu dient, das ganze Hebelwerk sammt der Thermosäule zu äquilibriren. Man sieht nun, dass bei Dehnungen oder Zusammenziehungen des Muskels das untere Parallelepipedon der Thermosäule eine ganz leichte Mitbewegung gestattet, ohne dass der Muskel bei seiner Zusammenziehung durch die Hebung der (äquilibrirten) Säule eine in Betracht kommende Arbeit zu leisten hätte.

Freilich werden nicht immer absolut dieselben Puncte des Muskels der Thermosäule anliegen. Bei Dehnungen desselben rückt die Säule herab und eine Reihe von Puncten des Muskels, die mit derselben an ihrem obern Rande in Berührung sind, verlassen die Fläche derselben, ohne dass neue Puncte des Muskels

mit ihr in Berührung träten. Wenn dagegen der Muskel sich verkürzt, gelangen Puncte des Muskels, die vorher dicht über der Säule lagen, während der Dauer der Zusammenziehung an diese heran. Dieser auf keine Weise zu beseitigende Uebelstand hatte bei meinen Versuchen störende Folgen, so lange die Thermosäule nicht von einem Korkringe umfasst war. Denn alle ganz frei liegenden Puncte der Muskeloberfläche kühlen sich durch eine wenn auch noch so geringfügige Verdunstung ein wenig ab. Die bei der Contraction des Muskels an die Säule neu herantretenden Puncte konnten also die Temperatur der am obern Säulenrande gelegenen Löthstellen erniedrigen. Der Korkrahmen um die Säule, welcher zur Befestigung des Muskels dient, hat den zweiten Zweck, jenen Fehler zu beseitigen. Denn die dicht oberhalb der Säule gelegene Muskelparthie, welche bei der Zusammenziehung mit der Säule in Contact geräth, liegt während der Ruhe an dem (übrigens lackirten) Korkringe an und wird durch diesen vor Verdunstung, also vor Temperaturerniedrigung geschützt. —

Jedenfalls haben meine Versuche seit Anwendung der eben beschriebenen Aufhängungsvorrichtung gewisse Fehler vermieden, die meinen ersten Versuchen und denen anderer Beobachter anhafteten, wodurch die Zweckmässigkeit dieser Vorrichtung sich erwiesen hat[1]. —

Die Leitung von der Thermosäule zum Galvanometer haben wir aus der feuchten Kammer heraus verfolgt. Die mit den untern Enden der Messingdräthe *l* in Verbindung stehenden Kupferdräthe *m* münden zunächst in zwei auf dem Experimentirtische stehende Quecksilbernäpfchen. Zwei ähnliche stehen auf dem Consol der Boussole; von letzteren zu ersteren führen zwei dicke Kupferdräthe. Ich habe nur noch hinzuzufügen, dass alle ausserhalb der feuchten Kammer befindlichen Theile der Leitung (Dräthe, Klemmen, Quecksilbernäpfe u. s. f.) dick mit Watte umwickelt waren, um jede plötzliche Temperaturschwankung unmöglich zu machen.

---

1) Hr. Illner hierselbst liefert die Thermosäule sammt Hebelwerk für 12 Thaler.

§ 18.

Empfindlichkeit des Apparates.

Ueber die Empfindlichkeit meines thermoelektrischen Apparates habe ich folgende Angaben zu machen:

Die in 1000 Theile getheilte Scala befand sich während der ganzen Dauer meiner Versuche in 2650 Mm. Entfernung von dem Spiegel der Boussole. Um die Scalengrade auf Grade der hunderttheiligen Scala zu reduciren, wurde folgendermassen verfahren. In zwei vertical aufgestellte und am untern Ende durch Kork verschlossene Stücke von Lampencylindern, 10 Ctm. hoch und 3 Ctm. im Durchmesser, wurden seitlich viereckige Löcher eingefeilt und in diesen die Enden der Thermosäule wasserdicht befestigt. Sodann wurden diese Röhren mit Wasser gefüllt und in dieselben Thermometer von GEISSLER, in 0,02° C. getheilt und auf einander reducirt, der Thermosäule mit dem Quecksilbergefässe möglichst nahe hineingehängt. Wurde die Thermosäule mit der Boussole in Verbindung gesetzt, so machte diese einen mehr oder weniger beträchtlichen Ausschlag, gelangte aber nie zu einer dauernden constanten Ablenkung, wenn das Wasser in den beiden Röhrenstücken sich in Ruhe befand. Wurde dagegen das Wasser durch langsames Rühren mittelst passender Rührer fortwährend in Bewegung erhalten, so nahm der Spiegel hinreichend lange eine Ruhestellung ein, um eine sichere Ablesung zu gestatten, während gleichzeitig ein zweiter Beobachter die Thermometer controlirte. Auf diese Weise gelangte ich, bei dem Ablesen unterstützt von Herrn Dr. L. MEYER, durch eine Reihe von Versuchen zu dem Resultate, dass ein Scalengrad einer Temperaturdifferenz der Löthstellen von

0,00049 — 0,00050° C.

entsprach. Da halbe Grade der Scala mit Genauigkeit abgelesen werden konnten, war ich im Stande, eine Differenz von

0,000245 — 0,000250° C.

mit Sicherheit zu bestimmen.

Diese grosse Empfindlichkeit verdankte ich vorzugsweise der Anwendung der Wismuth-Antimonsäule und der Hülfsrollen bei der Boussole. Denn den Astasirungsgrad der letzteren hielt

ich absichtlich sehr mässig, um den Schwankungen der Gleichgewichtslage des Magneten zu entgehen, die bei einigermassen hoch gesteigerter Astasirung geradezu unerträglich werden.

§ 19.

Nebenapparate.

1) Apparate zur Reizung. Wenn es sich um die Wärmeentwicklung bei Einzelzuckungen handelte, wurde der Nerv durch Schliessungsinductionsschläge gereizt. Zur Erzeugung derselben benutzte ich ein Rollenpaar von Siemens und Halske und ein kleines Grove'sches Element. Die Schliessung und Oeffnung des primären Kreises vollzog ein Mälzel'sches Metronom. Ich würde auf die Anwendung dieser jedem Physiologen bekannten Apparate nicht genauer eingehen, wenn ich nicht einige Erfahrungen mir durch langes vergebliches Experimentiren erkauft hätte, die den Herren Fachgenossen bei ähnlichen Versuchen, wie ich glaube, zu Gute kommen dürften. Man darf den primären Strom nicht das Räderwerk des Metronoms durchsetzen lassen, weil bei verschiednen Stellungen der Räder zu einander die Widerstände so erheblich zu variiren scheinen, dass Schwankungen der Intensität des primären Stromes dadurch bedingt werden. Wenigstens gelangte ich nie zu gleichen Zuckungsgrössen, wenn der primäre Strom durch das Uhrwerk selbst ging. Zur Vermeidung dieses Uebelstandes setzte ich auf das Pendel des Instrumentes einen Stahlbogen, der an einem Ende einen ∩förmig gebogenen Eisendrath trug. Des letzteren beide Spitzen tauchten bei jeder Schwingung des Pendels in zwei dicht neben einander stehende Quecksilbernäpfchen, die in den primären Kreis eingeschaltet waren, um diesen Kreis zu schliessen. Aber auch auf diese Weise gelangt man noch nicht zu immer gleichen Inductionsströmen, wenn das Quecksilber nicht chemisch rein ist. Bei Verunreinigung mit fremden Metallen bildet sich auf der Oberfläche desselben sehr bald ein feiner pulverförmiger Staub, welcher bewirkt, dass das Ansteigen des primären Stromes bei verschiednen Schliessungen sich verschieden gestaltet. Nach längerem Gebrauche entsteht auch

bei chemisch reinem Quecksilber allmählich eine Oxydhaut; durch anhaltendes und wiederholtes Schütteln des Quecksilbers mit Salpetersäure muss dann dasselbe gereinigt werden.

Wie schon bemerkt, benutzte ich nur Schliessungsinductionsschläge. Um die Oeffnungsschläge abzublenden, wurde in den primären Kreis ein HALSKE'scher Unterbrecher so eingeschaltet, dass der Strom nur durch die Windungen des kleinen Elektromagneten desselben ging. Wenn bei Schliessung des Kreises der Anker von dem Magneten angezogen wird, schliesst derselbe bei seiner Abwärtsbewegung eine Nebenschliessung von sehr geringem Leitungswiderstande zu den von der secundären Rolle ausgehenden Leitungsdräthen, welche erst wieder geöffnet wird, wenn nach Oeffnung des primären Kreises der Magnet des Unterbrechers den Anker fahren lässt[1]).

Der ganze Inductionsapparat befand sich in einem von dem Experimentirzimmer weit entfernten Zimmer, aus welchem Telegraphendräthe in das erstere führten, und zwar zu einem DU BOIS'schen Schlüssel, der mit den den Nerven anliegenden Elektroden durch Kupferdräthe in Verbindung gesetzt war.

Die Elektroden, in Fig. II. sichtbar, waren unpolarisirbar, nach dem bekannten Principe aus amalgamirten Zinkdräthen, die in Glasröhrchen mit concentrirter Lösung von Zinkvitriol führten, und »Thonstiefeln« zusammengesetzt.

Handelte es sich um das Tetanisiren des Muskels vom Nerven aus, so wurde ein Magnetelektromotor benutzt, in dessen primären Kreis ein HALSKE'scher Unterbrecher eingeschaltet war.

2) Einige Nebenapparate am PFLÜGER'schen Myographion. Der Schreibapparat dieses Instrumentes diente zum Aufzeichnen der Contractionsgrössen des Muskels. Bei den Versuchen mit Einzelzuckungen bestimmte ich in der Regel die durch drei kurz auf einander folgende Reizungen herbeigeführte Temperatursteigerung. Um jede der drei Zuckungen für sich aufzeichnen zu können — was im Interesse der Controle der Gleichheit der Reizungen durchaus geboten ist — war an der Schreibtafel des Myographions ein Seidenfaden

---

1) vgl. PFLÜGER, Physiologie des Elektrotonus. Berlin 1859. S. 129.

befestigt, der andrerseits auf ein Zahnrädchen aufgewickelt wurde. In dem Augenblicke, wo in dem fernen Zimmer der primäre Kreis geschlossen wurde, ertönte die Glocke des die Schliessung bewerkstelligenden Metronoms. Sobald ich dies Signal hörte, drückte ich auf einen Hebel, an dem eine in die Zähne des Rades eingreifende Feder nebst einem Sperrhaken befestigt war, und drehte dadurch das Rad um ein kleines Stück vorwärts. Dadurch wurde die Tafel des Myographions, auf welcher soeben eine Zuckung verzeichnet worden war, um etwa 1 Mm. weiter gerückt, so dass die bald darauf folgende zweite Zuckung ihre Ordinate für sich aufzeichnete.

Die Gewichte, welche der Muskel hob, wurden theils als Belastung, theils als Ueberlastung (Helmholtz) angebracht. Bei der letzteren Methode wird bekanntlich das an das untere Muskelende befestigte Gewicht unterstützt, so dass dasselbe erst bei dem Beginne der Zusammenziehung auf den Muskel zu wirken anfängt. Bei dem Myographion wird das belastende Gewicht an dem Schreibhebel angebracht, dicht unter der Stelle, mit welcher das untere Ende des Muskels durch einen Faden in Verbindung steht. Statt das Gewicht zu unterstützen, unterstützte ich den Hebel. Neben der Mitte desselben war ein verticaler Messingpfeiler auf das Grundbrett des Instrumentes aufgeschroben, an welchem ein horizontaler Arm verschiebbar und durch eine Schraube feststellbar war, um unter den Hebel zu greifen und diesem als Stütze zu dienen.

Bei manchen Versuchen kam es darauf an, den Muskel an seiner Verkürzung bei der Reizung zu hindern. Dazu diente ein zweiter Messingarm, welcher aber diesmal dicht über dem Hebel, ihn berührend, seine feste Stellung erhielt, so dass der Muskel den Hebel nicht aufwärts ziehen konnte.

Um die Hubhöhen zu messen, wurde die berusste Glastafel mit Collodium übergossen, um die Zeichnung zu fixiren, so dass eine Millimetertheilung (auf Glas) unmittelbar auf dieselbe gelegt werden konnte. Bei der Messung ist es zweckmässig, die horizontal liegende Tafel von unten her durch reflectirtes Licht zu beleuchten, um beim Ablesen eine Lupe anwenden zu können.

Sechstes Capitel.

Versuche über die Wärmeentwicklung der Muskeln bei einzelnen Zuckungen derselben.

§ 20.

Der Muskel entwickelt bei jeder einzelnen Zuckung Wärme.

Zwar durfte man kaum zweifeln, dass, wie bei tonischer Contraction, so auch bei jeder einzelnen Zuckung der Muskel eine Temperatursteigerung erfahren werde. Denn eine dauernde Zusammenziehung kann ja als eine Summe sehr schnell auf einander folgender Einzelzuckungen angesehen werden. Aber freilich fehlt bis jetzt noch die empirische Bestätigung für jene Vermuthung; die Apparate meiner Vorgänger auf diesem Gebiete der Forschung besassen nicht hinreichende Empfindlichkeit, um die schwache eine einzige Zuckung begleitende Wärmeentwicklung wahrnehmen zu lassen. Ein factischer Beweis aber für die obige Vermuthung erschien um so wünschenswerther, als von theoretischem Gesichtspuncte aus der Schluss von dem tetanisirten Muskel auf den einfach zuckenden doch noch bedenklich war. Der tetanisirte Muskel, welcher ein Gewicht hält, leistet keine äussere Arbeit, während der zuckende Muskel, welcher ein Gewicht hebt, arbeitet. Erwärmt sich der tetanisirte Muskel etwa nur deshalb, weil die durch die Nervenreizung in ihm wachgerufenen lebendigen Kräfte nicht zu äusserer Arbeit verwandt werden? Vielleicht erwärmt sich der zuckende Muskel nicht, weil die Gesammtsumme der lebendigen Kräfte unter der Form von Arbeit auftritt!

Meine Versuche lösen diese Bedenken. Jede einfache Zuckung ist, auch wenn der Muskel Gewichte hebt, von Wärmeentwicklung begleitet; eine jede gab an der Spiegelboussole einen deutlichen Ausschlag, dessen Grösse von 2—3 bis 8—10 Scalengraden, je nach der Belastung variiren kann.

Ich muss hier jedoch einen naheliegenden Einwand ein für alle Mal beseitigen, welcher diese, wie die späteren Versuche

trifft. Bei meiner Versuchsanordnung verschieben sich die Puncte des Muskels, welche der Säule anliegen, ein wenig auf derselben bei der Zuckung. Man könnte den geringen Wärmeausschlag des Galvanometers bei einer einzelnen Zuckung von der Reibung des Muskels an der Säule herleiten wollen.

Diesem Bedenken, welches mir anfangs die ganze Methode verdächtig machte[1]), begegnen folgende Beobachtungen.

Erstens fällt die Erwärmung nicht fort, wenn man den vom Nerven aus gereizten Muskel sich zu verkürzen verhindert.

Zweitens habe ich wiederholt folgenden schlagenden Controlversuch angestellt. Ich befestige an der Klemme *I* zwei Wadenmuskeln unter einander, den unteren an der Achillessehne des oberen. Der untere wird, ganz als sollte er zu einem gewöhnlichen Versuche dienen, mit seiner Tibialfläche an die Säule angelegt und mit einem Gewichte belastet. Aber er wird nicht selbst gereizt, sondern der obere durch Reizung seines Nerven zu Zusammenziehungen veranlasst. Dieser zieht dann bei jeder Zuckung den unteren auf der Säule hin und her. Um die Reibung dabei zu vergrössern, stellte ich die Säule unverrückbar fest und fixirte den Muskel nicht auf dem Korkrahmen. Trotzdem habe ich selbst bei 40 aufeinanderfolgenden Zuckungen noch keinen Wärmeeffect beobachtet. Einige Male zeigte im Gegentheil die Boussole anfangs einen Ausschlag im Sinne einer Abkühlung der an dem Muskel liegenden Löthstellen, worüber oben § 17 nachzusehen ist.

Nach Beseitigung dieses, so weit ich sehe, einzig möglichen Einwandes wird die Wärmeentwicklung bei Einzelzuckungen des Muskels nicht mehr angezweifelt werden können.

§ 21.

Einfluss der Ermüdung des Muskels auf die Wärmeentwicklung bei einzelnen Zuckungen.

Für die nachfolgenden Versuche war es von Wichtigkeit, sich Kenntniss davon zu verschaffen, wie sich das Verhältniss

---

1) Uebrigens würde dasselbe Bedenken bei in den Muskel eingeführten nadelförmigen Thermoelementen in Frage kommen, da die letzteren von

der Wärmeentwicklung des Muskels zu der von ihm geleisteten mechanischen Arbeit ändert, wenn in Folge von Ermüdung die Leistungsfähigkeit im Allgemeinen sinkt. Ich habe, um hierüber ins Klare zu kommen, eine grössere Zahl von Versuchen nach folgendem Plane angestellt.

Der zu untersuchende Muskel wurde, mit einem bestimmten Gewichte belastet, in bestimmten Zwischenräumen durch je drei kurz auf einander folgende Schliessungsinductionsschläge, die den Nerven trafen, zu drei Zuckungen veranlasst, die entsprechenden drei Hubhöhen und die jedesmaligen, durch die drei Zuckungen veranlassten Temperaturerhöhungen bestimmt. Sodann wurde der Muskel durch eine Reihe kurz auf einander folgender Reizungen ermüdet, bei welcher er entweder ein Gewicht hob oder an der Contraction verhindert wurde (die letztere Methode führt eine stärkere Ermüdung herbei als die erstere), und darauf von Neuem die durch je drei Zuckungen geleistete Arbeit und die derselben entsprechende Temperaturerhöhung festgestellt [1]).

Ich bin genöthigt, von 14 Versuchen, die ich über diesen Punct besitze, einige als Beispiele auszuwählen und ausführlich mitzutheilen, um daran das interessante Verhalten des ermüdenden Muskels auseinanderzusetzen. In den folgenden Tabellen enthält die erste Columne die Nummer der Beobachtung, die zweite Columne die laufende Zeit, die dritte die auf der Schreibtafel des Myographion aufgezeichneten Ordinaten (doppelte Hubhöhen); die vierte Columne die halbe Summe der drei Ordinaten, also die Summe der wirklichen Hubhöhen, die fünfte Columne das Product dieser letzteren Grösse mit dem in Grammen ausgedrückten gehobenen Gewichte, also die von dem Muskel durch drei Zuckungen geleistete Arbeitssumme, redu-

---

den sie umgebenden Muskelbündeln bei der Zusammenziehung gerieben werden.

1) Die Verringerung der Arbeit ist hier nicht blos Folge der Ermüdung des Muskels, sondern auch der Erregbarkeitsänderung des Nerven. Beide Momente tragen zu dem Effecte bei, die Gesammtsumme der im Muskel durch die Reizung frei werdenden lebendigen Kräfte herabzusetzen.

cirt auf Centimetergramme; die sechste Columne die entsprechenden Temperaturerhöhungen des Muskels; endlich die siebente Columne Bemerkungen über besondere Vesuchsbedingungen.

Versuch I (118)[1]. 19. Jan. 1864.

Belastung des Gastrocnemius mit 30 Grm.

Nummer	Zeit	Ordinaten in Mm.	Summa der Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Centimetergrm.	Temperaturerhöhung in Scalengraden	Besondere Bemerkungen
1	11h 8′	4,5—4,1—4,1	6,35	19,05	6,5	
2	10′	4,4—4,1—4,1	6,3	18,9	6,5	
3	12′	4,4—4,1—4,1	6,3	18,9	6,5	Nach der dritten Beobachtung 50 Reizungen, bei welchen der Muskel an der Verkürzung verhindert wird.
4	25′	4,4—4,1—4,2	6,3	18,9	5,5	
5	27′	4,4—4,1—4,2	6,35	19,05	3,5	
6	29′	4,2—4,0—4,1	6,15	18,45	3,0	
7	31′	4,2—3,8—3,9	5,95	17,85	3,5	
8	39′	3,9—3,5—3,6	5,5	16,5	3,0	
9	41′	3,9—3,4—3,5	5,4	16,2	3,0	
10	43′	4,0—3,5—3,7	5,6	16,8	3,0	
11	45′	4,0—3,5—3,6	5,55	16,65	2,5	
12	47′	4,0—3,5—3,6	5,55	16,65	3,0	
13	49′	4,0—3,5—3,5	5,5	16,5	2,5	
14	52′	4,0—3,5—3,5	5,5	16,5	2,0	
15	54′	3,9—3,2—3,3	5,2	15,6	2,0	
16	56′	3,9—3,2—3,3	5,2	15,6	2,0	
17	58′	3,9—3,1—3,2	5,1	15,3	2,0	
18	12h	3,6—3,0—3,1	4,85	14,55	2,0	Nach der 18. Beobachtung nochmals 50 Reizungen mit Verhinderung der Contraction.
19	12h11′	3,0—2,8—2,8	4,3	12,9	1,0	
20	16′	2,9—2,6—2,7	4,1	12,3	1,5	
21	18′	2,9—2,5—2,5	3,95	11,85	1,0	
22	19′	2,9—2,5—2,7	4,05	12,15	1,0	
23	21′	2,7—2,5—2,6	3,9	11,7	1,0	

1) Die eingeklammerten Nummern sind die meiner Versuchsprotocolle. — Die Versuche sind selbst im strengsten Winter stets im ungeheizten Zimmer (oft bei 7—8° R.) angestellt, um durch die Ofenwärme nicht zu Wärmestrahlungen, Luftströmen etc. Anlass zu geben.

Versuch II (123). 1. Febr. 1864.

Belastung des Muskels mit 90 Grm.

Nummer	Zeit	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalen-graden	Bemerkungen
1	11h 11′	3,8—3,8—3,9	5,75	51,7	7,5	
2	15′	3,8—3,8—3,8	5,7	51,3	8,0	
3	17′	3,8—3,8—3,9	5,75	51,7	8,5	
4	21′	3,8—3,9—3,9	5,8	52,5	8,0	
5	23′	3,8—3,8—3,8	5,7	51,3	7,5	62 Reizungen mit Hemmung d. Zusammenziehung.
6	35′	3,8—3,8—3,8	5,7	51,3	7,0	
7	37′	3,8—3,9—3,9	5,8	52,2	7,0	150 Zuckungen mit Hebung des Gewichtes.
8	54′	3,2—2,8—2,8	4,9	39,6	3,5	
9	58′	2,9—2,7—2,7	4,15	39,35	2,5	
10	12h 2′	2,9—2,4—2,2	3,75	33,75	2,5	
11	4′	2,8—2,2—2,1	3,55	31,95	2,0	

Versuch III (126). 4. Febr. 1864.

Belastung des Muskels mit 120 Grm.

Nummer	Zeit	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalen-graden	Bemerkungen
1	10h 19′	4,0—4,7—4,0	6,35	76,2	11,5	
2	21′	4,0—4,1—4,8	6,45	77,4	11,0	
3	23′	4,1—4,0—4,0	6,05	72,6	10,5	
4	25′	4,9—4,0—4,0	6,45	77,4	10,5	100 Zuckungen mit Hebung des Gewichtes.
5	39′	4,5—4,5—4,5	6,75	81,0	10,0	
6	41′	4,9—4,1—4,5	6,75	81,0	9,5	
7	43′	4,5—4,1—4,0	6,3	75,6	9,0	
8	45′	4,2—4,2—4,9	6,65	79,8	9,5	100 Zuckungen mit Hebung des Gewichtes.
9	59′	3,2—3,0—2,9	4,55	54,6	4,5	
10	11h 3′	3,1—2,8—2,5	4,2	50,4	4,0	
11	6′	3,0—2,5—3,5(?)	4,5	54,0	5,0	
12	9′	2,8—2,2—2,0	3,5	42,0	4,0	
13	11′	2,5—2,2—2,0	3,35	40,2	3,5	
14	13′	2,6—2,0—1,9	3,25	39,0	3,5	
15	15′	2,5—2,0—1,8	3,15	37,8	3,0	
16	19′	2,2—1,9—1,6	2,85	34,2	2,5	
17	21′	2,0—1,8—1,8	2,8	33,6	2,5	
18	23′	2,0—1,9—1,5	2,7	32,4	2,5	

Versuch IV (125). 3. Febr. 1864.

Belastung des Muskels mit 200 Grm.

Nummer	Zeit	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung	Bemerkungen
1	10h 24′	3,5—3,5—3,8	5,4	108,0	12,0	
2	26′	3,5—3,8—3,9	5,6	112,0	11,0	
3	30′	3,4—3,7—3,8	5,45	109,0	12,0	
4	32′	3,5—3,7—3,8	5,5	110,0	12,0	80 Zuckungen mit Hebung des Gewichtes.
5	45′	3,3—3,4—3,5	5,1	102,0	10,5	
6	47′	3,3—3,5—3,5	5,15	103,0	8,0	
7	49′	3,8—3,2—3,3	5,15	103,0	8,5	
8	51′	3,3—3,3—3,3	4,95	99,0	8,0	50 desgleichen.
9	11h 3′	2,2—2,1—2,1	3,2	64,0	4,5	
10	5′	2,0—3,0*)—1,8	3,4	68,0	5,0	
11	9′	2,0—2,0—2,1	3,05	61,0	4,5	
12	14′	1,9—1,8—1,5	2,6	52,0	3,0	
13	15′	1,8—1,4—1,4	2,3	46,0	3,0	
14	17′	1,9—1,1—1,1	2,05	41,0	2,5	
15	18′	1,4—1,2—1,1	1,85	37,0	2,5	
16	19′	1,5—1,3—1,0	1,9	38,0	2,5	

*) Es kommt ab und zu vor, dass die Vorrichtung zum Abblenden des Oeffnungsinductionsschlages ihren Dienst versagt; dann fällt, wie hier, die Ordinate zu gross aus.

Versuch V (121). 27. Jan. 1864.

Die Belastung wechselt zwischen 30 und 120 Grm.

Nummer	Zeit	Ordinaten in Mm.	Summa der Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung	Bemerkungen
1	10h 23′	6,0—6,0—6,0	9,0	27,0	9,0	Belastung mit 30 Grm.
2	25′	5,9—6,0—6,0	8,95	26,85	9,0	
3	27′	5,9—6,0—6,0	8,95	26,85	9,0	
4	29′	4,0—4,2—4,2	6,2	74,4	13,5	Belastung mit 120 Grm.
5	31′	4,3—4,1—4,1	6,25	75,0	13,0	
6	33′	4,1—4,1—4,1	6,15	73,8	12,5	Bei Belastung mit 60Grm. 200 Reizungen mit Verhinderung der Zusammenziehung.

Nummer	Zeit	Ordinaten in Mm.	Summa der Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung	Bemerkungen
7	51′	5,2—5,4—5,4	8,0	24,0	3,5	Belastung mit 30 Grm.
8	53′	5,0—5,2—5,2	7,7	23,1	3,0	
9	55′	5,0—5,0—5,0	7,5	22,5	3,0	
10	57′	4,2—4,0—4,0	6,1	73,2	8,5	Belastung mit 20 Grm.
11	59′	4,2—4,2—4,0	6,2	74,4	8,5	
12	11h 1′	4,0—3,9—3,8	5,85	70,2	7,0	

Um die Resultate dieser Versuchsreihen übersichtlich zu machen, muss zunächst bemerkt werden, dass dieselben nicht frei von kleinen Fehlern sind.

Die Bestimmung der Temperatur ist nicht mit derselben Schärfe möglich, wie die Bestimmung der geleisteten Arbeit. Arbeitszuwüchse (positive wie negative) von $^1/_{100}$ sind stets messbar, während die Bestimmung der Wärmezuwüchse durch die Beschränkung der Ablesung auf 0,5 Scalengrade in viel höheren Werthen sich bewegt. Dazu kommt, dass äussere Einflüsse, Erschütterungen der Spiegelboussole, das Vorüberfahren schwer belasteter, namentlich eisenreicher Wagen, selbst in grösserer Ferne u. s. f. den Ausschlag des Magneten leicht ein wenig vergrössern oder verkleinern. In Versuch I z. B. zeigt Beob. 7 bei einer Arbeit von 17,85 Ctmtrgrm. einen Ausschlag von 3,5, während die Beob. 6 bei einer etwas grösseren Arbeit (18,45) einen Ausschlag von nur 3,0 Scalengr. zeigt. Dergleichen ab und zu auftretende kleine Unregelmässigkeiten lassen sich nicht vermeiden und nur durch Ausdehnung und Vervielfältigung der Versuchsreihen so weit unschädlich machen, dass das Gesetz dadurch nicht verdeckt wird, — ein Mittel der Sicherung, an dem ich es nicht habe fehlen lassen.

Schon ein ungefährer Ueberblick der Versuchsreihen zeigt das Gesetz:

Mit fortschreitender Ermüdung sinkt die Wärmeentwicklung schneller als die Arbeit des Muskels.

Schärfer tritt diess Verhalten in der folgenden Uebersichtstabelle hervor, in welcher Gruppen von je mehreren Einzelversuchen, aus denen das Mittel gezogen ist, mit einander verglichen werden. Die Gruppen sind so gewählt, dass zwischen je zweien der Muskel stärker ermüdet wird, entweder durch eine grössere Zahl dazwischen liegender Einzelbeobachtungen oder durch eine grössere Zahl schnell auf einander folgender, nicht zu Beobachtungen benutzter Reizungen. Die Bedeutung der ersten fünf Columnen der Tabelle ist ohne Weiteres klar. In der sechsten Columne ist das Verhältniss des Arbeitsmittels jeder Gruppe zu dem der folgenden, in der siebenten Columne ebenso das Verhältniss des Wärmemittels jeder Gruppe zu dem der nächsten angegeben. Ein Vergleich beider Columnen ergiebt das obige Gesetz.

Uebersichtstabelle der Versuche I—V.

Nummer des Versuches und Belastung	Gruppe	Beobachtung	Mittel der Arbeit in Centimeter-grm.	Mittel der Wärme in Scalengraden	Verhältniss des Arbeitsmittels	Verhältniss des Wärmemittels
I. 30 Grm.	*a*	1—3	18,95	6,5	1 : 0,99	1 : 0,61
	b	4—6	18,80	4,0	1 : 0,80	1 : 0,50
	c	16—18	15,15	2,0	1 : 0,81	1 : 0,54
	d	19—21	12,35	1,18		
II. 90 Grm.	*a*	1—5	51,7	7,9	1 : 1	1 : 0,88
	b	6—7	51,75	7,0	1 : 0,73	1 : 0,37
	c	8—11	38,16	2,62		
III. 120 Grm.	*a*	1—4	75,9	10,87	1 : 1,04	1 : 0,89
	b	5—8	79,3	9,75	1 : 0,63	1 : 0,44
	c	9—12	50,25	4,37	1 : 0,68	1 : 0,59
	d	15—18	34,5	2,62		
IV. 200 Grm.	*a*	1—4	109,7	11,75	1 : 0,94	1 : 0,74
	b	5—8	104,4	8,75	1 : 0,58	1 : 0,48
	c	9—12	61,25	4,25	1 : 0,66	1 : 0,61
	d	13—16	40,5	2,62		
V. 30 Grm.	*a*	1—3	26,9	9,0	1 : 0,97	1 : 0,35
	b	7—9	23,2	3,16		
120 Grm.	*c*	4—6	74,4	13,0	1 : 0,86	1 : 0,61
	d	10—12	72,6	8,0		

Die Durchsicht dieser Tabelle lehrt folgende Gesetze kennen:

1) Das schon oben erwähnte Gesetz: dass mit fortschreitender Ermüdung die Wärmeentwicklung schneller sinkt, als die Arbeitsleistung. — Ich muss noch hinzusetzen, dass bei sehr hohen Ermüdungsgraden die Temperaturerhöhung für meine Apparate unmessbar wird, während die Arbeit noch keineswegs verschwindende Werthe aufweist.

2) Die Ermüdung kann sich bereits in einem Sinken der Wärmeentwicklung geltend machen, bevor sie noch an einem Sinken der Arbeit merklich wird. Vgl. II *a* und *b*, III *a* und *b*.

3) Es scheint, dass mit dem Fortschreiten der Ermüdung die Differenz der Geschwindigkeiten, mit welcher die Wärme und die Arbeit sinken, immer geringer wird. Man sieht dies Verhalten in den einzelnen Versuchstabellen angedeutet; am entschiedensten ist dasselbe in Versuch IV ausgeprägt, wie die Uebersichtstabelle lehrt.

4) Die Abweichung des Verhältnisses der Wärmeabnahme zur Arbeitsabnahme von der Proportionalität oder der Unterschied der Geschwindigkeit, mit welcher die Arbeit und die Wärme sinken, ist um so grösser, je geringer die Gewichte sind, mit denen belastet der Muskel arbeitet. Es giebt sich das schon kund, wenn man die fünf Versuche unter sich vergleicht; am schlagendsten aber in dem Versuchsbeispiel V. Während bei 30 Grm. Belastung die Arbeit bei Gruppe *a* und *b* das Verhältniss 1 : 0,97 und die Wärme das Verhältniss 1 : 0,35 zeigt, sind die entsprechenden Zahlen bei 120 Grm. Belastung 1 : 0,86 (Sinken der Arbeit), und 1 : 0,61 (Sinken der Wärme). Die Wärme ist also im Verhältniss zur Arbeit bei 30 Grm. Belastung sehr viel mehr gesunken als bei 120 Grm. Belastung.

5) Endlich muss ich noch eine eigenthümliche Erscheinung erwähnen, die auch Meyerstein und Thiry bei ihren Versuchen mit Tetanus bemerkt haben. Es zeigt sich nämlich nicht selten, dass bei den ersten Zuckungen nach einer längeren Ruhepause die Wärmeentwicklung unverhältnissmässig (mit der Arbeit verglichen) grösser ausfällt, als bei den unmit-

telbar darauf folgenden Zuckungen. Man vgl. in I 4 und 5, in II 8 und 9.

Bevor ich diesen Paragraphen schliesse, möchte ich noch einen Einwand beseitigen, welchen ich mir selbst gegen die obigen Versuche gemacht habe. Die Ermüdung der Muskeln wurde meistentheils dadurch herbeigeführt, dass ich dieselben eine grössere Zahl von Zuckungen machen liess, wodurch natürlich die Boussole um beträchtliche Grössen abgelenkt wurde, so dass ich jedes Mal längere Zeit warten musste, bis der Magnet zu seiner Ruhelage zurückkehrte. Belehrt durch gar manche unerwartete Erfahrungen über Fehlerquellen, welche die blosse Ueberlegung nicht voraussehen liess, drängte sich mir das Bedenken auf, dass während jener Versuchspause die thermischen Verhältnisse in meiner feuchten Kammer sich irgend wie geändert haben möchten, derart, dass der nicht unmittelbar an der Säule anliegende Theil des Muskels, welcher bei den Zuckungen in Contact (wenn auch nur in sehr geringer Ausdehnung) mit derselben geräth, sich stark abgekühlt und deshalb bei den auf die Pause folgenden Versuchen die Erwärmung der Säule verringert habe. Trotzdem dass dieser Einwand sehr gesucht scheinen dürfte, habe ich mich durch eine Anzahl von Controlversuchen in Betreff desselben beruhigen zu müssen geglaubt. Bei diesen Controlversuchen, wie überhaupt öfters bei meinen Experimenten, steckte ich den über der Scala liegenden Theil des Muskels auf dem Korkrahmen fest (statt des untern Theiles). Es wurde die Grösse der Temperaturerhöhung des Muskels durch je drei Zuckungen festgestellt und darauf der Muskel mit einem schweren Gewichte belastet, zu dem Zwecke, den vorher dicht unter dem untern Rande des Säulenquerschnittes liegenden Theil des Muskels möglichst weit von der Säule zu entfernen und dadurch den störenden abkühlenden Einflüssen, die in einiger Entfernung von der Säule gefürchtet wurden, möglichst stark auszusetzen. Nach einer Anzahl von Minuten wurde dann der Muskel entlastet und von Neuem die Temperaturerhöhung desselben durch je drei Zuckungen unter den früheren Bedingungen geprüft. Sie fiel immer ebenso gross aus, wie vor der Versuchspause, zum Beweise, dass die vorausgesetzten Fehlerquel-

len nicht vorhanden waren. Ich kann nicht unterlassen, einige derartige Versuche hier anzuführen, weil sie sehr geeignet sind, das Vertrauen zu meinen Beobachtungsmethoden zu befestigen.

Versuch VI (116). 12. Jan. 1864.

Belastung 30 Grm.

Nummer	Zeit	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1	10h 12′	4,9—4,4—4,4	6,86	20,55	6,0	
2	14′	4,4—4,6—4,5	6,75	20,25	4,0	
3	16′	4,2—4,8—4,8	6,9	20,7	4,0	
4	20′	4,3—4,5—4,6	6,7	20,1	4,0	5 Minuten lang Belastung mit 200 Grm.
5	26′	5,0—4,8—4,8	7,3	21,9	5,0	
6	29′	5,0—4,6—4,7	7,15	21,45	4,0	
7	31′	4,3—4,8—4,8	6,95	20,85	4,0	Ebenso 10 Min. lang
8	43′	5,0—4,8—4,8	7,3	21,9	6,0	
9	45′	3,2(?)—4,9—4,9	6,5	19,5	5,0	

Versuch VII (117). 14. Jan. 1864.

Belastung 30 Grm.

Nummer	Zeit	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1	10h 15′	5,0—5,1—5,1	7,6	22,8	6,0	
2	17′	5,0—5,0—5,0	7,5	22,5	6,0	
3	19′	5,0—5,2—5,2	7,7	23,1	6,0	6 Min. lang Belastung m. 200 Grm.
4	26′	5,9—5,0—5,0	7,95	23,85	7,0	
5	28′	5,9—5,5—5,8	8,4	25,2	7,0	
6	30′	5,5—5,2—5,5	8,1	24,3	6,0	

Es beweisen diese Beispiele völlige Abwesenheit der oben gefürchteten Fehlerquelle. Sie bestätigen ferner den schon von andern Forschern ausgesprochenen Satz, dass Dehnung eines ruhenden Muskels keine merkliche Ermüdung herbeiführt. Ja nach den Pausen steigt sogar die Arbeit wie die Wärmeentwicklung ganz regelmässig ein wenig.

§ 22.

Verhalten der Wärmeentwicklung zur Arbeit bei Aenderung der Belastung zuckender Muskeln.

Nachdem der Einfluss der Ermüdung auf das Verhältniss der Wärmeentwicklung zur Arbeit der Muskeln festgestellt worden ist, gehe ich nun zur Darlegung der Veränderungen über, welche die Wärmeentwicklung erleidet, wenn der vom Nerven aus durch Inductionsschläge gereizte Muskel mit verschiedenen Gewichten belastet und dadurch zu verschiedener Arbeitsleistung gezwungen wird. Wiederholungen zu vermeiden muss ich auf § 14 verweisen, um zu begründen, dass ich erwartete, die Wärmeentwicklung werde mit steigender Arbeit ab-, mit sinkender Arbeit zunehmen.

Je überraschender es für mich war, dieser vom physikalischen Gesichtspuncte aus so plausibeln Hypothese durch die Erfahrung direct widersprochen zu sehen, desto mehr habe ich meine Versuche allen irgend denkbaren Controlen unterworfen, desto mehr die Bedingungen derselben nach allen Richtungen variirt, so dass ich die Richtigkeit meiner Ergebnisse nicht mehr bezweifeln kann. Die Darlegung der Resultate knüpft sich am besten an einige Versuchsreihen an; ich werde aus meinem disponibeln Material nur so viele auswählen, als ich zur Beweisführung der von mir gefundenen Gesetze nothwendig brauche. Die Versuche wurden ganz auf dieselbe Weise wie Vers. I—V ausgeführt, mit dem einzigen Unterschiede, dass die Belastung nicht constant blieb, sondern von Beobachtung zu Beobachtung gewechselt wurde. Die zu jeder Beobachtung gehörigen Gewichte sind in der dritten Columne angegeben; bei jeder Beobachtung wurde drei Mal durch Schliessungsinductionsschläge gereizt, also das betreffende Gewicht drei Mal gehoben.

Versuch VIII (97). 7. Decbr. 1863.

Nummer	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa der Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1	10h 4′	10	7,0—7,1—7,2	10,6	10,6	8,5	
2	6′	30	6,9—6,9—7,0	10,4	31,2	11,5	
3	8′	90	5,1—5,8—6,0	8,45	76,05	18,0	
4	10′	60	6,1—6,5—6,5	9,55	57,3	11,5	
5	12′	30	7,2—7,0—7,0	10,6	31,8	9,5	
6	14′	10	7,2—7,2—7,1	10,75	10,75	7,0	Zwischen Beob. 6 und 7 liegt eine Anzahl von Zwischenversuchen anderer Art.
7	45′	10	6,4—6,5—6,5	9,7	9,7	7,0	Bei Vergleich der Temperaturerhöhung bei gleichen Belastungen in dem auf- und dem entsprechenden absteigenden Theile der Reihe (z. B. 1 u. 6, 2 u. 5. 7 u. 14, 8 u. 15 etc.) tritt der Effect der Ermüdung deutlich hervor (§ 21 sub 2).
8	47′	30	6,0—6,1—6,1	9,1	27,3	10,0	
9	49′	60	5,2—5,6—5,3	8,05	48,3	11,0	
10	51′	90	4,9—5,0—5,0	7,45	67,05	11,5	
11	54′	90	5,3—5,0—4,9	7,6	68,4	11,0	
12	56′	60	5,3—5,1—5,0	7,7	46,2	9,0	
13	58′	30	6,0—6,0—6,0	9,0	27,0	7,0	
14	11h 0′	10	6,6—6,4—6,5	9,75	9,75	4,5	

Versuch IX (98). 8. Decbr. 1863.

Nummer	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa der Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1	10h 38′	10	7,5—7,5—7,8	11,4	11,4	6,0	
2	40′	30	6,1—6,3—6,6	9,5	28,5	7,0	
3	42′	60	5,5—7,0(?)—6,0	9,25	55,5	11,0	
4	44′	90	5,0—5,1—5,2	7,65	68,95	11,5	
5	46′	200	3,9—4,0—4,0	5,95	119,0	13,5	
6	48′	300	2,5—3,0—3,0	4,25	127,5	12,0	
7	50′	200	3,5—3,9—3,9	5,45	109,0	12,0	
8	52′	90	6,0—5,0—5,0	8,0	72,0	11,0	
9	54′	60	6,0—6,0—6,0	9,0	54,0	8,5	
10	56′	30	6,0—6,2—6,4	9,3	27,9	7,0	

Nummer	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperaturerhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
11	58′	10	7,0—7,2—7,5	10,85	10,85	6,0	Zwischen Beob. 11 und 12 Pause mit Zwischenversuchen anderer Art.
12	11h 36′	10	6,5—6,7—6,7	9,95	9,95	4,0	
13	38′	30	5,2—5,5—5,5	8,1	24,3	6,0	
14	40′	60	4,9—5,0—5,0	7,45	44,7	6,5	
15	42′	90	4,0—4,0—4,0	6,0	54,0	8,0	
16	44′	150	3,6—3,0—3,0	4,8	72,0	9,0	
17	46′	200	2,5—2,5—2,4	3,7	74,0	7,5	
18	48′	150	4,8—4,0—3,0*)	5,9	88,5*)	8,5	
19	50′	90	4,0—4,0—5,0	6,5	58,5	5,5	
20	52′	30	6,0—6,0—6,0	9,0	27,0	3,0	
21	54′	10	7,2—7,0—6,9	10,55	10,55	3,0	

*) Beim Uebergange von schwereren Belastungen zu leichteren bleibt nicht selten, wie hier, eine durch jene herbeigeführte Reckung des Muskels zurück, die bei den ersten Zuckungen mit dem leichteren Gewichte schwindet und zur Folge hat, dass die ersten Hubhöhen relativ zu gross ausfallen.

Versuch X (48). 28. Juni 1863.

Nummer	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa der Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperaturerhöhung in Scalengrad.	Bemerkungen
1	9h 32′	10	12,2—12,3—12,5	18,5	18,5	7,0	In dem Beobachtungscyclus 1—7 zeigen dieselben Gewichte im absteigenden Theile höhere Wärmewerthe als im aufsteigenden Theile (vgl. 1 u. 7, 2 u. 6), eine Erscheinung, die in den späteren Abtheilungen der Reihe nicht wiederkehrt. Sie kann nur in einer anfänglichen Steigerung der Erregbarkeit des Nerven ihren Grund haben, die sich in der Wär-
2	34′	40	7,0—7,2—7,9	11,05	44,2	10,5	
3	36½′	70	6,1—6,1—6,2	9,2	64,4	13,5	
4	38½′	100	5,2—5,5—5,5	8,1	81,0	14,0	
5	40½′	70	5,9—6,0—6,0	8,95	62,65	13,5	
6	42½′	40	7,0—7,2—7,2	10,7	42,8	12,5	
7	44½′	10	11,9—12,0—12,5	18,2	18,2	11,0	
8	46½′	10	12,0—11,8—12,1	17,95	17,95	11,0	
9	48½′	40	7,1—7,2—7,2	10,75	43,0	12,0	
10	51′	70	6,0—6,0—6,0	9,0	63,0	13,5	
11	53′	100	5,0—5,1—5,1	7,6	76,0	11,5	
12	55′	70	5,5—6,0—6,0	8,75	54,25	12,0	
13	57′	40	6,6—6,9—7,0	10,25	41,0	11,5	
14	59′	10	11,0—11,1—11,3	16,7	16,7	9,0	
15	10h 4′	10	11,0—11,1—10,9	16,5	16,5	8,0	
16	6′	40	6,8—6,8—10,9*)	12,25	49,0	10,5	
17	8′	70	5,2—5,5—5,4	8,05	56,35	11,5	
18	10′	100	5,0—5,0—5,0	7,5	75,0	10,5	
19	12′	70	5,0—5,5—5,5	8,0	56,0	11,0	
20	14′	40	6,2—6,2—6,2	9,3	37,2	10,5	
21	16′	10	9,9—9,9—10,0	14,9	14,9	7,5	

Nummer	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
22	24′	10	9,5—9,8—9,8	14,55	14,55	7,5	meentwicklung,
23	26′	50	5,5—5,8—5,9	9,85	49,25	8,5	nicht aber in der
24	28′	90	4,5—4,5—5,1	7,05	63,45	11,0	Arbeitsleistung
25	30′	50	5,2—5,2—5,2	7,8	39,0	8,5	ausdrückt.
26	32½′	10	8,1—8,1—8,1	12,15	12,15	6,0	
27	34½′	10	8,1—8,1—8,1	12,15	12,15	6,0	
28	36½′	50	5,0—5,0—6,1	8,05	40,25	10,0	
29	38½′	Drei Contractionen mit 90 Grm., Störung der Ablesung.					
30	40½′	90	4,0—4,0—3,9	5,95	53,55	7,0	
31	42½′	50	5,0—4,9—4,5	7,2	36,0	7,0	
32	44½′	10	8,1—8,0—7,5	11,8	11,8	5,0	
33	46½′	10	7,1—6,9—6,8	10,4	10,4	4,5	
34	48½′	50	6,0*)—4,5—4,5	7,5	37,5	8,5	
35	50½′	90	3,0—3,5—3,0	4,75	42,75	7,5	
36	52½′	50	4,0—4,0—4,0	6,0	30,0	5,5	
37	54½′	10	6,0—6,0—6,0	9,0	9,0	5,0	

*) An diesen Stellen missglückte die Abblendung des Oeffnungsschlages, deshalb sind die Ordinaten zu hoch.

Versuch XI (129). 10. Febr. 1864.

Nummer	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalengrad.	Bemerkungen
1	11h 3′	0*)	7,2—7,0—7,0	—	—	7,0	*) Also nur Be-
2	5′	30	6,0—5,8—5,9	8,85	26,55	13,0	lastung durch den
3	7′	0	8,2—7,1—7,1	—	—	7,5	fast äquilibrirten
4	9′	30	6,5—6,0—6,0	9,25	27,75	12,5	Schreibhebel des
5	11′	60	5,0—5,0—5,0	7,5	45,0	15,5	Myographions. Die
6	13′	90	4,1—4,0—4,1	6,1	54,9	16,0	Arbeit ist hier ein
7	15′	120	Ablesung gestört				Minimum.
8	18′	150	3,3—3,2—3,2	4,85	72,75	16,0	
9	20′	200	2,6—2,7—2,7	4,0	80,0	12,5	
10	25′	0	6,0—6,0—6,0	—	—	5,5	
11	27′	20	6,0—5,5—5,7	8,6	17,2	8,0	
12	29′	40	5,0—5,0—5,0	7,5	30,0	10,0	
13	31′	60	4,5—4,7—4,7	6,95	41,7	11,0	
14	33′	80	4,2—4,1—4,1	6,2	49,6	12,0	
15	35′	100	3,8—3,8—3,8	5,7	57,0	12,5	
16	37′	150	3,0—3,0—3,0	4,5	67,5	12,5	
17	39′	200	3,2—3,2—3,2	3,3	66,0	12,0	
18	41′	300	1,5—1,2—1,2	1,95	58,5	8,0	
19	43′	100	3,5—3,2—3,2	4,95	49,5	9,0	
20	45′	60	4,0—4,0—4,0	6,0	36,0	7,5	
21	47′	20	5,0—5,0—5,0	7,5	15,0	5,5	
22	49′	0	? ?	—	—	3,0	

Diese Versuchsbeispiele erläutern folgende Sätze:

1) Wenn der Muskel, durch Inductionsschläge von stets gleicher Stärke vom Nerven aus zu Zuckungen (Zuckungsmaximum) veranlasst, mit steigenden Gewichten belastet wird, so steigt bis zu einer gewissen Grenze der Belastung sowohl die von dem Muskel geleistete Arbeit, als auch die durch den Muskel entwickelte Wärme, und zwar letztere langsamer als erstere.

Dies Resultat geht aus allen Reihen übereinstimmend so schlagend hervor, dass dasselbe keiner besondern Erläuterung bedarf. Da Arbeitsleistung und Wärme die beiden Formen sind, unter denen die lebendigen Kräfte des thätigen Muskels zur Erscheinung kommen[1]), so kann man jenem Gesetze auch folgende allgemeinere Form geben:

Die Gesammtsumme von Spannkräften, welche durch constante Reizung des Nerven in dem Muskel in lebendige Kräfte umgesetzt wird, ist nicht constant, sondern mit der Belastung des Muskels variabel; sie wächst bis zu einer gewissen Grenze mit steigender Belastung.

2) Jenseits einer gewissen Grenze der Belastung sinkt die Wärmeentwicklung und bei noch höhern Gewichtswerthen auch die Arbeitsleistung. Diese Grenzen liegen bei um so niedrigeren Gewichtswerthen, je mehr der Muskel bereits ermüdet ist.

In der Versuchsreihe X z. B. sind zuerst drei Beobachtungsreihen mit den Gewichten 10, 40, 70, 100 Grm. auf- und abwärts angestellt worden. In der ersten Reihe liegt das Wärmemaximum bei 100 Grm. (Beob. 4), in der zweiten und dritten Reihe bei 70 Grm., obschon bei 100 Grm. noch grössere Arbeit geleistet wird als bei 70 Grm. (vergl. Beob. 10, 11, 12 und 17, 18, 19). Sodann folgen drei Beobachtungsreihen mit den Gewichten 10, 50, 90 Grm. Bei allen dreien trifft das Arbeitsma-

---

1) Von den elektromotorischen Kräften sehe ich, wie schon früher bemerkt, in dieser ganzen Abhandlung ab.

ximum auf 90 Grm., das Wärmemaximum auf dieses Gewicht aber nur in der ersten Reihe, während in der zweiten und dritten die Temperatur bei 50 Grm. mehr steigt als bei 90 Grm.

Das Sinken der Wärmeentwicklung tritt bei manchen Muskeln schon bei geringen, bei andern erst bei sehr hohen Belastungen ein. In dem letztern Falle pflegt dem Sinken ein Constantbleiben für eine Reihe von Belastungen vorauszugehn, z. B. in Versuchsreihe XI. In dem ersten Beobachtungscyclus (1—9) steigt die Wärme bis 90 Grm., ändert sich bis 150 Grm. nicht, sinkt aber bei 200 Grm., obschon die Arbeit noch zu steigen fortfährt. In dem zweiten Beobachtungscyclus (10—18) steigt die Arbeit bis 150 Grm., die Wärme nur bis 100 Grm., um dann bis 150 Grm. sich nicht zu ändern, und bei 200—300 Grm. gleichzeitig mit der Arbeit, aber schneller als diese, zu sinken.

Bisher galt in der allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie die durch keine Thatsache erschütterte Vorstellung, dass ein und dieselbe Reizung des Nerven immer dieselbe Summe von lebendigen Kräften im Muskel auslöse, — selbstverständlich bei unveränderter Erregbarkeit beider Organe. Zwar haben WEBER und noch neuerdings HERMANN gezeigt, dass die Arbeit des Muskels bei gleicher Reizung mit der Belastung steigt, für minimale Zuckungsgrössen proportional dem Gewichte (HERMANN). Diese Thatsache aber wurde von HERMANN mit grosser Gewandtheit durch die elastischen Eigenschaften des Muskels erklärt. Wer auf dem Standpuncte von J. R. MAYER (s. oben § 14) steht, musste zu der Annahme gedrängt werden, dass das Steigen der Arbeit auf Kosten der Wärmeproduction geschehe. Es lag also bisher keine Andeutung dafür vor, dass die Summe von Spannkräften, welche eine bestimmte Nervenreizung in lebendige Kräfte überführt, mit der Belastung wachse. Die Ergebnisse dieses Paragraphen weisen nun, mir völlig unerwartet, eine solche Thatsache nach: denn das gleichzeitige Ansteigen der Arbeit und der Wärme lässt sich, soviel ich sehe, vom Standpuncte der WEBER'schen Theorie aus nicht erklären.

Immerhin könnte man sich zur Noth folgende Vorstellung machen. Bei der Verkürzung des Muskels findet eine Verschie-

bung der anatomischen Elemente desselben gegen einander statt, welche mit innerer Reibung verbunden ist, die ihrerseits Wärme producirt. Die gegenseitige Reibung der Theilchen bei der Verschiebung wird um so stärker sein, je stärker sie aufeinander drücken, d. h. je grösser die Spannung ist, unter welcher der Muskel bei seiner Verkürzung sich befindet. Man könnte nun meinen, dass die Steigerung der Wärmeentwicklung im Muskel beim Wachsen des Gewichtes, das er bei seiner Verkürzung hebt, ihre Ursache in der Vermehrung der innern Reibung habe, die mit der Formveränderung verbunden ist. Die Richtigkeit dieser Anschauung vorausgesetzt, so müsste

1) die Steigerung der Wärmeentwicklung bei Vermehrung der Belastung fortfallen, wenn die Formveränderung fortfällt;

2) bei ein und derselben Belastung der Muskel sich stärker durch die Reizung erwärmen, wenn er das angehängte Gewicht hebt, also sich verkürzt, und damit eine mit innerer Reibung verbundene Lagenveränderung seiner Theilchen gegen einander stattfindet, als wenn er an der Verkürzung verhindert wird, also die Verschiebung seiner Theilchen gegen einander aufgehoben wird.

§ 23.

Verhalten der Wärmeentwicklung bei Muskeln, die mit steigenden Gewichten gespannt, aber an der Zusammenziehung durch Fixirung beider Enden gehindert werden.

Zur Prüfung des ersten Punctes stellte ich eine Anzahl von Versuchen so an, dass ich den Muskel mit steigenden Gewichten belastete, bei jeder Belastung drei Mal vom Nerven aus reizte, aber die Verkürzung auf die früherhin (s. § 19) beschriebene Weise hinderte. Man ist zwar nicht im Stande, jede Formänderung des Muskels ganz unmöglich zu machen, weil die Muskelbündel sich schief an die Achillessehne ansetzen; jedenfalls aber ist die Gestaltveränderung verschwindend klein gegen die bei freier Verkürzung stattfindende.

Da bei dieser Versuchsweise der Muskel gar keine äussere Arbeit leistet, treten die gesammten durch die Reizung frei werdenden lebendigen Kräfte als Wärme auf. Ich will wiederum

an einige Versuchsbeispiele anknüpfen, um die Resultate dieser »Spannungsversuche« zu erörtern.

Versuch XII (135). 22. Febr. 1864.

No.	Zeit	Spannung durch Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengraden	Bemerkungen
1	11h 20′	0 *)	3,0	*) Also alleinige Spannung des Muskels durch den Hebel des Myographions.
2	22′	10	4,0	
3	24′	20	5,5	
4	26′	40	7,0	
5	28′	70	9,0	
6	30′	120	10,0	
7	32′	200	8,5	
8	35′	120	10,5	
9	37′	70	8,0	
10	39′	40	7,0	
11	41′	20	4,5	
12	43′	0	2,0	**) Höher als vorher bei 0 Grm. wegen der 7′ langen Pause.
13	12h 0′	0	3,5**)	
14	2′	40	5,5	

Versuch XIII (137). 25. Febr. 1864.

No.	Zeit	Spannung durch Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengraden	Bemerkungen
1	10h 20′	0	8,5	
2	22′	0	8,5	
3	24′	10	11,0	
4	26′	20	12,0	
5	28′	40	14,0	
6	32′	0	8,5	
7	34′	20	13,0	
8	37′	40	14,0	
9	40′	60	12,5	
10	43′	80	12,5	
11	46′	40	12,0	
12	49′	0	7,5	
13	55′	0	7,0	
14	58′	10	9,0	
15	11h 1′	20	11,5	
16	4′	40	13,0	
17	7′	60	13,5	
18	11′	80	12,0	
19	14′	40	13,5	
20	17′	20	10,0	
21	20′	0	9,0	

Versuch XIV (142). 3. März 1864.

No.	Zeit	Spannung durch Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengraden	Bemerkungen
1	10h 24′	10	7,0	
2	27′	30	8,5	
3	30′	40	10,0	
4	33′	80	11,0	
5	36′	120	11,5	
6	39′	200	10,5	
7	42′	10	8,5	
8	45′	40	10,5	
9	48′	80	11,5	
10	51′	120	12,5	
11	52′	200	9,5	
12	56′	300	8,5	
13	58′	80	9,5	
14	11h 2′	40	9,5	
15	4′	10	7,5	
16	38′	10	4,0	
17	41′	20	6,5	
18	44′	40	8,5	
19	47′	80	9,0	
20	50′	120	8,5	
21	53′	200	7,0	
22	56′	300	6,5	

Nach dem Ausweise, welchen die mitgetheilten Versuchsbeispiele geben, ist die Wärme, welche ein an der Verkürzung verhinderter Muskel bei der Reizung entwickelt, Function der Spannung, in welche derselbe durch angehängte Gewichte versetzt wird. Die Wärmeentwicklung steigt mit der Spannung bis zu einer gewissen Grenze, um jenseits derselben wieder zu sinken. Die Grenzbelastung aber, welche das Temperaturmaximum herbeiführt, liegt bei um so geringern Gewichtswerthen, je mehr der Muskel ermüdet ist (in Vers. XIV z. B. liegt das Temperaturmaximum anfangs bei 120 Grm. (Nr. 5 und 10), später bei 80 Grm. (Nr. 19). — Die Curve der Wärmeentwicklung, bezogen auf die Belastung, verhält sich also bei Verhinderung der Verkürzung des Muskels ganz ähnlich wie bei freier Contraction.

Die Versuche des vorliegenden Paragraphen beseitigen zunächst die Vorstellung, als hinge die Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit und ihr Wachsen mit der Belastung ab von

der Reibung, welche durch die Verschiebung der Theilchen des Muskels aneinander bei der Verkürzung herbeigeführt wird.

Sie bestätigen ferner das im vorigen Paragraphen ausgesprochene Gesetz, nach welchem die Gesammtsumme von lebendigen Kräften, welche durch die Nervenreizung im Muskel ausgelöst wird, Function der Belastung ist. Denn es treten bei diesen Versuchen eben alle lebendigen Kräfte als Wärme auf, da ja wegen der Verhinderung der Contraction mechanische Arbeit nicht geleistet wird. Sie erlauben endlich jenes Gesetz unter etwas veränderter Form auszusprechen, indem wir statt »Belastung« setzen »Spannung«:

Die Gesammtsumme von lebendigen Kräften, welche durch ein und dieselbe Reizung des Nerven in dem Muskel ausgelöst wird, ist Function der Spannung, in welcher sich der Muskel befindet. Sie wächst bei zunehmender Spannung bis zu einer gewissen Grenze der letzteren, um jenseits derselben wieder abzunehmen[1].

Zum Schlusse dieses Paragraphen habe ich noch einige nebenbei gemachte Beobachtungen zu besprechen. Wenn der durch ein Gewicht gespannte Muskel vom Nerven aus in Thätigkeit versetzt, aber an der Verkürzung verhindert wird, erleidet er eine viel beträchtlichere innere Veränderung, als wenn demselben die Zusammenziehung gestattet wird. Sie drückt sich auf doppelte Weise aus: in einer sehr starken Ermüdung und in einer plötzlichen Elasticitätsverminderung: unmittelbar nach der Reizung dehnt sich der Muskel aus, sein Elasticitätscoefficient ist also gesunken.

Der letztere Umstand bedingt einen kleinen Fehler in den eben mitgetheilten Versuchsreihen. Wie man sich erinnert, be-

---

1) Man übersehe nicht den Unterschied zwischen dieser und der früheren Form des Gesetzes. Wenn man einen Muskel, mit wechselnden Gewichten belastet, sich verkürzen lässt, so ändert man mit der Belastung *a*) die Spannung des Muskels; *b*) die Hubhöhe; *c*) die Arbeit desselben. Bei den Versuchen des § 23 fallen die beiden letzteren Momente fort; die Hubhöhe und die Arbeit sind bei jeder Belastung gleich Null. Man kann also den Effect der wechselnden Belastung zurückführen auf die wechselnde Spannung.

nutze ich, um die Verkürzung des Muskels unmöglich zu machen, einen horizontalen Messingarm, der unmittelbar über dem Hebel des PFLÜGER'schen Myographions, diesen berührend, festgestellt wird (s. oben § 19.). Wenn nun der mit einem Gewichte belastete Muskel durch einen Inductionsschlag vom Nerven aus gereizt wird, so verlängert er sich unmittelbar darauf wegen Verminderung des Elasticitätscoefficienten: der Schreibhebel sinkt etwas herab und bei der zweiten und dritten Reizung (es wurden ja immer drei Erregungen unmittelbar nach einander angewandt), hebt der Muskel das Gewicht um das Stück, um welches er sich nach der ersten Reizung verlängert hat: er leistet also eine gewisse Arbeit, was doch ganz verhindert werden sollte. Um diesem Fehler zu entgehen, führte ich lieber einen andern, minder bedenklichen ein. Nachdem nämlich der Muskel durch das betreffende Gewicht gespannt und der Hebel durch den Messingarm fixirt worden war, entfernte ich das Gewicht. Der Muskel behielt vorläufig die dem Gewichte entsprechende Spannung bei, weil ja jede Längenabnahme unmöglich war. Auch nach der ersten Reizung fand keine Längenänderung statt: da aber der Elasticitätscoefficient sank, musste bei gleicher Länge die Spannung sich verringern: der Muskel befand sich also bei der zweiten und dritten Reizung im Zustande einer etwas geringeren Spannung als bei der ersten Reizung. Demgemäss verlängerte er sich auch, wenn das entfernte Gewicht nach der dritten Reizung wieder angehängt wurde. Auf diese Weise wurde, freilich auf Kosten der völligen Constanz der Spannung, jede äussere Arbeit des Muskels vermieden.

§ 24.

Versuche über die Wärmeentwicklung des mit einem bestimmten Gewichte belasteten Muskels bei freier und bei verhinderter Verkürzung.

Der vorige Paragraph lehrt zwar evident, dass die Steigerung der Wärmeentwicklung, welche nach § 22 die Steigerung der Arbeit begleitet, sicherlich wenigstens nicht allein von der Verstärkung der inneren Reibung abhängt, die bei dem Wachsen

des zu hebenden Gewichtes mit der Verkürzung verbunden ist. Es bleibt aber immer noch die Möglichkeit offen, dass die innere Reibung einen Antheil daran hat. Die jetzt mitzutheilenden Versuche schliessen auch diese Möglichkeit aus.

Wenn die innere Reibung der anatomischen Elemente des Muskels bei der Verkürzung überhaupt einen messbaren Antheil an der Wärmeentwicklung hat, muss sich dieser bei folgendem Versuche klar herausstellen. Der Muskel wird mit einem bestimmten Gewichte belastet und einmal die Wärmeentwicklung bestimmt, während er dieses Gewicht hebt, ein zweites Mal, während er, gleiche Reizung vom Nerven aus vorausgesetzt, an der Verkürzung verhindert wird. Im ersten Falle leistet er äussere Arbeit und es findet beträchtliche Reibung seiner anatomischen Elemente an einander statt, im zweiten Falle leistet er keine Arbeit und die Reibung ist gleichzeitig auf ein Minimum reducirt. Hat letztere einen positiven Antheil an der Erwärmung des Muskels, so muss die Temperatursteigerung im ersteren Falle grösser ausfallen als im letzteren. Die Erfahrung lehrt das Gegentheil.

Bei den folgenden Versuchsbeispielen wurden wieder je drei Schliessungsinductionsschläge durch den Nerven gesandt. Der Muskel wurde mit steigenden Gewichten belastet, bei jeder Belastung drei Beobachtungen (*a*, *b*, *c*) angestellt. Bei der ersten und dritten Beobachtung (*a*, *c*) hob der Muskel das Gewicht, bei der zweiten (*b*) wird die Verkürzung verhindert, — was in den Tabellen dadurch angedeutet ist, dass in der Columne »Ordinaten« ein 0-Zeichen steht.

Versuch XV (146). 10. März 1864.

No.	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1 *a*	10^h 13′	10	6,0—6,0—6,0	9,0	9,0	5,5	
b	15′	,,	0	0	0	6,0	
c	17′	,,	6,1—6,0—6,0	9,05	9,05	4,0	
2 *a*	22′	30	4,3—4,5—4,4	6,6	19,8	6,5	
b	24′	,,	0	0	0	8,0	
c	27′	,,	4,3—4,4—4,4	6,4	19,5	6,5	
3 *a*	30′	40	4,0—4,0—4,0	6,0	24,0	7,5	
b	32′	,,	0	0	0	1,0	
c	34′	,,	4,2—4,0—4,0	6,1	24,4	8,0	
4 *a*	36′	60	3,8—3,9—3,9	5,8	34,8	8,5	
b	38′	,,	0	0	0	8,5	
c	40′	,,	3,5—3,8—3,8	5,5	33,0	7,0	
5 *a*	42′	90	3,2—3,4—3,4	5,0	45,0	8,5	
b	44′	,,	0	0	0	9,5	
c	46′	,,	3,5—3,0—3,0	4,7	42,3	8,5	
6 *a*	48′	200	2,3—2,4—2,4	3,5	70,0	10,0	
b	50′	,,	0	0	0	9,0	
c	52′	,,	nicht gezeichnet	?	?	8,5	
7 *a*	54′	300	2,0—2,1—2,2	3,15	94,5	8,0	
b	56′	,,	0	0	0	6,5	
c	58′	,,	2,0—2,0—2,0	3,0	90,0	8,0	
8 *a*	11^h 6′	10	5,6—5,5—5,8	8,45	8,45	4,5	
b	8′	,,	0	0	0	6,0	
c	10′	,,	5,5—5,5—5,5	8,25	8,25	5,0	
9 *a*	12′	50	3,8—4,0—4,1	5,95	29,75	7,5	
b	14′	,,	0	0	0	10,0	
c	16′	,,	*)5,0—4,2—4,1	6,65	33,25	7,5	*) Oeffnungsschlag nicht abgeblendet.
10 *a*	18′	100	3,9—3,3—3,3	5,25	52,5	8,0	
b	20′	,,	0	0	0	10,0	
c	22′	,,	3,5—3,2—3,2	4,95	49,5	7,0	
11 *a*	24′	200	2,2—2,8—2,8	3,9	78,0	9,0	
b	26′	,,	0	0	0	7,5	
c	28′	,,	2,7—2,9—2,9	4,25	85,0	8,5	
12 *a*	34′	300	2,0—2,0—2,1	3,05	91,5	8,0	
b	36′	,,	0	0	0	4,0	
c	38′	,,	1,8—1,8—1,8	2,7	81,0	8,0	

Versuch XVI (148). 14. März 1864.

No.	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1 *a*	10ʰ 47′	10	6,0—6,0—6,0	9,0	9,0	5,0	
b	49′	,,	0	0	0	7,0	
c	51′	,,	6,0—6,0—6,1	9,05	9,05	4,0	
2 *a*	55′	40	4,3—4,7—4,8	6,9	27,6	6,5	
b	57′	,,	0	0	0	10,0	
c	59′	,,	4,5—4,8—4,9	7,1	28,4	6,0	
3 *a*	11ʰ 1′	80	3,8—4,0—4,0	5,9	47,2	7,0	
b	3′	,,	0	0	0	10,0	
c	5′	,,	3,8—3,9—4,0	5,85	46,8	8,0	
4 *a*	7′	120	3,0—3,1—3,1	4,6	55,2	9,5	
b	9′	,,	0	0	0	13,0	
c	11′	,,	3,0—3,2—3,6	4,9	56,8	8,5	
5 *a*	11ʰ 13′	200	2,5—2,8—2,9	4,1	82,0	10,0	
b	15′	,,	0	0	0	12,0	
c	17′	,,	2,5—2,7—2,8	4,0	80,0	11,0	
6 *a*	34′	10	6,0—6,0—6,8	9,0	9,0	5,0	
b	36′	,,	0	0	0	6,0	
c	38′	,,	5,6—6,0—6,0	8,8	8,8	3,5	
7 *a*	40′	40	4,5—4,6—5,0	7,75	31,0	6,5	
b	42′	,,	0	0	0	9,0	
c	44′	,,	4,3—4,9—5,0	7,1	28,4	6,0	
8 *a*	46′	80	3,8—4,1—4,1	6,0	48,0	8,0	
b	48′	,,	0	0	0	9,0	
c	50′	,,	3,5—4,0—4,0	5,75	46,0	7,5	
9 *a*	52′	120	3,2—3,5—3,9	5,3	63,6	7,5	
b	54′	,,	0	0	0	9,0	
c	56′	,,	3,5—3,2—3,3	5,0	60,0	8,5	
10 *a*	58′	200	2,5—2,8—2,9	4,1	82,0	9,5	
b	12ʰ 0′	,,	0	0	0	8,5	
c	2′	,,	2,8—2,7—2,9	4,2	84,0	8,5	
11 *a*	5′	300	1,9—2,0—2,0	2,95	88,5	10,0	
b	7′	,,	0	0	0	5,5	
c	9′	,,	1,9—1,9—1,9	2,85	85,5	6,5	

Versuch XVII (87). 23. Nov. 1863.

o.	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen.
1 *a*	10h 6′	0*)	16,0—15,3—15,3	23,3 **)	?	10,0	*) Also alleinige Belastung durch den Schreibhebel des Myographions.
b	9′	,,	0	0	0	10,0	
c	12′	,,	13,9—15,1—15,1	22,05**)	?	6,0	
2 *a*	15′	30	6,9—6,5—6,9	10,15	330,45	9,0	
b	18′	,,	0	0	0	14,0	
c	21′	,,	6,5—6,9—7,0	10,2	30,6	12,0	**) Der unbelastete Hebel hat wegen seiner Trägheit zu grosse Excursionen gemacht, deshalb sind hier die Ordinaten unrichtig.
3 *a*	24′	60	Ablesung gestört	?	?	?	
b	27′	,,	0	0	0	15,5	
c	30′	,,	5,5—6,0—6,1	8,8	52,8	13,0	
4 *a*	34½′	90	5,0—5,3—5,5	7,9	71,1	14,0	
b	37′	,,	0	0	0	16,5	
c	40′	,,	4,9—5,0—5,0	7,45	67,0	13,0	
5 *a*	45′	0	13,0—12,2—12,5†)	?	?	7,0	†) s. oben.
b	48′	,,	0	0	0	12,0	
c	51′	,,	12,5—12,5 - 12,5	?	?	7,0	
6 *a*	54′	30	6,4—6,4—6,4	9,6	28,8	12,5	
b	57′	,,	0	0	0	16,5	
c	60′	,,	6,1—6,3—6,5	9,45	28,35	10,5	
7 *a*	11h 3′	60	5,0—5,9—6,0	8,45	50,70	14,0	
b	6′	,,	0	0	0	15,0	
c	9′	,,	5,5—5,8—5,5	8,4	50,4	13,5	
8 *a*	13′	90	4,9—4,9—5,0	7,4	66,6	13,0	
b	16′	,,	0	0	0	12,0	
c	19′	,,	4,9—5,0—5,0	7,45	67,05	12,0	
9 *a*	22′	120	4,1—4,1—4,1	6,15	73,8	12,0	
b	25′	,,	0	0	0	10,5	
c	28′	,,	4,0—4,0—4,0	6,0	72,0	12,0	
10 *a*	31′	150	3,5—3,2—3,2	4,95	74,25	12,0	
b	34′	,,	0	0	0	9,5	
c	37′	,,	3,5—3,5—3,5	5,25	78,5	11,5	

Vergleichen wir in den vorliegenden Beobachtungsreihen zunächst die unter den einzelnen Nummern mit *a* und *c* bezeichneten Versuche (bei welchen der Muskel arbeitet) unter sich, so stellt sich wieder das in § 22 entwickelte Gesetz heraus, dass

mit der Arbeit die Wärmeentwicklung bis zu einem gewissen Maximum steigt, um später wieder abzunehmen.

Ebenso weisen die mit *b* bezeichneten Versuche, bei welchen die Verkürzung des Muskels verhindert wird, das in § 23 entwickelte Gesetz nach, dass die Wärmeentwicklung mit der Spannung des Muskels bis zu einer gewissen Grenze zunimmt.

Beides lässt sich klar erkennen, obschon die Reihen nicht ganz so regelmässig wie die früher mitgetheilten ausfallen, aus dem auf der Hand liegenden Grunde, weil Arbeits- und Spannungsversuche mit einander abwechseln und dieser Wechsel einen unregelmässigen Gang der Ermüdung herbeiführt.

Vergleichen wir aber die Arbeitsversuche (*a* und *c*) mit den bei derselben Belastung angestellten *b*-Versuchen, bei welchen die Verkürzung und somit die Arbeitsleistung verhindert wurde, so ergiebt sich folgendes Gesetz:

Gleiche Reizung des Nerven vorausgesetzt, entwickelt der Muskel bei ein und derselben Belastung, sobald diese gewisse Maximalwerthe nicht überschreitet, weniger Wärme, wenn er sich verkürzt, also arbeitet, als wenn er an der Verkürzung und damit an der Arbeit verhindert wird. Ueberschreitet die Belastung eine gewisse Grenze, so kehrt sich dieses Verhältniss um. Diese Grenze liegt bei um so niedrigeren Belastungswerthen, je mehr der Muskel bereits ermüdet ist.

Es bedarf keiner weiteren Erläuterung dieses Gesetzes: die Zahlen der obigen Versuchsreihen weisen dasselbe auf das Bestimmteste nach. Dass die erwähnte Grenzbelastung mit der Ermüdung auf immer niedrigere Gewichtswerthe hinabrückt, ergiebt sich z. B. aus Versuch XVI.: In der ersten Abtheilung (Beob. 1—5) ist diese Grenze bei 200 Grm. noch nicht erreicht, in der zweiten Abtheilung (Beob. 6—11) bei 200 Grm. bereits überschritten. Ganz dasselbe gilt in Vers. XVII. für die Belastung von 90 Grm.

Aus den mitgetheilten Thatsachen ergeben sich mehrfache Schlüsse. Zunächst erwächst aus denselben für die am Anfange

dieses Paragraphen aufgeworfene Frage, ob die bei der Verkürzung stattfindende innere Reibung der sich gegen einander verschiebenden anatomischen Elemente des Muskels eine in Betracht kommende Wärmeentwicklung veranlasst, eine negative Antwort. Denn gerade bei niedrigen Belastungswerthen, bei denen der Muskel sich erheblich verkürzt, ist die freie Verkürzung mit geringerer Wärmeentwicklung verbunden, als die gehinderte Contraction. Das Resultat des vorigen Paragraphen wird also durch das Ergebniss des vorliegenden vollkommen unterstützt.

Aber wir gelangen noch zu weiteren wichtigeren Schlüssen. Die Theorie von J. R. Mayer, nach welcher in dem Muskel eine Umsetzung von Wärme in Arbeit stattfindet (s. oben § 14), scheint sich auf das Evidenteste in den vorliegenden Versuchen zu bestätigen, — wenn wir vorläufig von dem Verhalten bei sehr hohen Gewichten absehen wollen. Wir haben gleiche Reizung des Nerven, gleiche Spannung des Muskels durch dasselbe Gewicht: der einzige Unterschied ist, so weit unsere Kenntniss bis jetzt reicht, darin gegeben, dass in den Versuchen *a* und *c* die Thätigkeit mit Arbeitsleistung verbunden ist, in den Versuchen *b* dagegen nicht. Wenn nun in jenen weniger, in diesen mehr Wärme entwickelt wird, so scheint der Schluss unanfechtbar, dass in den ersteren Versuchen die fehlende Wärme unter der Form von mechanischer Arbeit auftrete. Es scheint der Satz bewiesen,

> Dass bei gleicher Reizung vom Nerven aus und bei gleicher Belastung der Muskel weniger Wärme entwickelt, wenn er sich verkürzt und damit äussere Arbeit verrichtet, als wenn das letztere nicht der Fall ist,
> dass also in dem Muskel eine Umsetzung von Wärme in Arbeit stattfindet.

In der That habe ich mich eine Zeit lang bei dieser Schlussfolgerung beruhigt, bis ich später aus Gründen, die erst an einer andern Stelle mitzutheilen sein werden, darauf aufmerksam wurde, dass ein Glied in der Kette von mir übersehen worden war.

In § 23 ist gezeigt worden, dass die Summe von Spannkräften, welche sich bei der Nervenreizung in lebendige Kräfte umsetzt, bei steigender Spannung des Muskels ebenfalls steigt; erst bei sehr hohen Spannungswerthen macht die Curve einen Wendepunct, ihre Ordinaten nehmen wieder ab. Es war damals nur von der Spannung des Muskels im Allgemeinen die Rede, ohne dass eine Frage aufgeworfen wäre, die zu stellen und zu beantworten von Wichtigkeit ist. Man kann nämlich fragen, ob die Spannung des Muskels vor seiner Thätigkeit oder während seiner Thätigkeit das bestimmende Moment für die Auslösung der lebendigen Kräfte sei. Im ersten Falle würde man sich vorzustellen haben, dass durch stärkere Spannung der Muskel erregbarer für die vom Nerven ausgehende Reizung würde, und deshalb sofort bei der Uebertragung der Erregung von dem Nerven auf den Muskel eine grössere Summe von lebendigen Kräften in Freiheit gesetzt werde. Im zweiten Falle müsste man annehmen, dass während des Ablaufes der Muskelthätigkeit die in jedem Zeitmomente frei werdende Summe von lebendigen Kräften Function der in diesem Momente vorhandenen Muskelspannung sei.

Wir werden später auf diese Fragen eine bestimmte Antwort erhalten. Vorläufig mag nur darauf hingewiesen werden, dass von dieser Antwort wesentlich die Deutung der Versuchsergebnisse des vorliegenden Paragraphen abhängt.

Wenn nämlich der mit dem Gewichte p belastete Muskel sich frei zusammenzieht, so behält er während der ganzen Dauer der Zuckung dieselbe, dem Gewichte p entsprechende Spannung bei. Denn mit jeder Vergrösserung der Spannung ist augenblickliche Verkürzung, mit jeder Spannungsabnahme Verlängerung verbunden, wodurch die ursprüngliche Spannung sofort wieder hergestellt wird. Anders, wenn der Muskel an der Verkürzung verhindert ist. Unter diesen Umständen steigt vom Anfangsaugenblicke der Thätigkeit die Spannung des Muskels beträchtlich; erst in der zweiten Periode der Thätigkeit, — entsprechend dem absteigenden Theile der Muskelcurve, — nimmt die Spannung wieder ab, um schliesslich zu der ursprünglichen dem Gewichte p entsprechenden Grösse zurückzukehren. Mit

einem Worte: der an der Contraction verhinderte Muskel ist unter höherer Spannung thätig, als der sich frei verkürzende Muskel. —

Gesetzt nun, es erwiese sich als richtig, dass die Gesammtsumme der während einer Zuckung im Muskel frei werdenden lebendigen Kräfte nicht bloss von der Spannung des Muskels vor Beginn, sondern auch von der Spannung während des Ablaufes der Thätigkeit abhinge, so würde der Schluss, den wir aus den Versuchen des vorliegenden Paragraphen zu Gunsten der Theorie Mayer's zogen, nicht mehr ganz zutreffend sein. Denn wir hätten es in den beiden Fällen der verhinderten und der freien Verkürzung mit verschiedenen Gesammtsummen von lebendigen Kräften zu thun. Der Wärmeüberschuss in dem ersten Falle würde nicht bloss der in dem zweiten Falle geleisteten Arbeit äquivalent sein, sondern zum Theil einem Ueberschusse an umgesetzten Spannkräften gleichzeitig seine Entstehung verdanken.

Das directeste Mittel zur Lösung der aufgeworfenen Frage bestände darin, die Wärmeentwicklung des Muskels nicht mehr nach Temperaturgraden, sondern nach Wärmeeinheiten zu bestimmen, um zu sehen, ob die Wärmequantität bei freier Contraction plus der dabei geleisteten Arbeit äquivalent ist der Wärmequantität bei gehemmter Contraction. Allein die Schwierigkeiten einer derartigen Untersuchung dürften kaum überwindlich sein.

Inzwischen giebt es noch andre Wege, um zu einer Entscheidung zu gelangen. Man müsste bestimmen, ob bei gehemmter Contraction der Stoffumsatz grösser ist, als bei freier Contraction. Nach Leber[1]) wird der Muskel durch Hemmung seiner Zusammenziehung viel stärker ermüdet, als durch Hebung des ihn belastenden Gewichtes, — eine Angabe, die ich vielfach bestätigt gesehen habe. Daraus wird es wahrscheinlich, dass im ersteren Falle mehr Material der Umsetzung anheimfällt, als im zweiten Falle. Ich will hinzufügen, dass ich später dafür empirische chemische Beweise beibringen werde.

---

1) Henle und Pfeufer Ztschr. III. R. XVIII. 262.

Aber auch unsre bisher angewandten physikalischen Hülfsmittel lassen sich verwerthen, um der Beantwortung der angeregten Fragen näher zu treten. Wir müssen nämlich experimentell feststellen, welchen Einfluss auf die Umsetzung von Spannkräften in lebendige Kräfte im Muskel es hat, wenn

1) bei gleicher Anfangsspannung des Muskels (vor der Thätigkeit) seine Spannung während derselben geändert wird;
2) bei gleicher Spannung während der Thätigkeit dem Muskel verschiedne Spannung vor derselben ertheilt wird;

während in beiden Fällen von dem Muskel äussere Arbeit verrichtet wird.

§ 25.

Versuche mit constanter Spannung des ruhenden und variabler Spannung des thätigen Muskels.

Das Princip dieser Versuche ist in der HELMHOLTZ'schen Methode der »Ueberlastung« gegeben. Der Muskel wurde zuerst durch ein bestimmtes kleineres, an den Myographionhebel gehängtes, Gewicht belastet, sodann der Hebel unterstützt und nun das ursprüngliche mit einem schwereren Gewichte vertauscht. Dieses wirkt auf den Muskel erst nach dem Beginne seiner Thätigkeit. Die Verkürzung tritt erst ein, wenn die dem ursprünglichen Gewichte entsprechende Ruhespannung des Muskels nach der Reizung ein wenig über die dem schwereren Gewichte entsprechende Spannung gestiegen ist. Der Muskel durchläuft also, ohne seine Länge zu ändern, die ganze Reihe von Spannungen, welche zwischen der dem ursprünglichen und der dem zweiten Gewichte entsprechenden Grösse liegen. Der zwischen der Reizung und dem Beginne der Verkürzung verfliessende Zeitraum steigt mit der Differenz des Belastungs- und des Ueberlastungsgewichtes. —

Ich will gleich vorausschicken, dass die Versuche dieser Art äusserst delicat sind, weil die verschiednen Ueberlastungsgewichten entsprechenden Wärmedifferenzen nur gering sind. Auch die Differenzen der Arbeit sind bei Anwendung einer bestimmten Reihe von Gewichten als Ueberlastungen viel geringer,

als wenn man dieselben Gewichte als Belastungen anbringt, weil die Hubhöhen beim Wachsen der Ueberlastungen viel schneller abnehmen, als bei gleichem Wachsen der Belastungen. Ich bin sogar eine Zeit lang unsicher geblieben, ob die Wärmeentwicklung des Muskels bei der Ueberlastungsmethode wirklich constante Aenderungen bei Aenderung der Gewichte zeige. Stellte ich die Versuche so an, dass eine fortlaufende Reihe steigender Gewichte benutzt wurde, so stieg zwar nicht selten die Wärmeentwicklung mit den Gewichten, aber theils vermisste ich die von den Belastungsversuchen her gewohnte Constanz, theils fielen die Temperaturänderungen so gering aus, dass sie durch sonstige Einflüsse (Beobachtungsfehler, Ermüdung u. s. f.) verdeckt wurden. Die Anwendung des folgenden Kunstgriffes hat diese Zweifel gelöst. Von einer Reihe aufsteigender Gewichte *abcde* u. s. f. bringe ich zuerst das niedrigste *a* als Belastung an, unterstütze dann den Myographionhebel und stelle dann Versuche mit folgender Reihenfolge der Gewichte an: *a, b, a, c, a, d, a* u. s. f. Der die ungeraden Beobachtungen einnehmende Versuch *a* dient als Vergleichsversuch, um die Erregbarkeitsänderungen zu controliren. Auf diese Weise bin ich zu ganz unzweideutigen Resultaten gelangt, wie folgende Beispiele zeigen mögen:

Versuch XVIII (105). 28. Decbr. 1863.

No.	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1	10h 10′	10	6,6—6,5—6,5	9,8	9,8	3,5	Spannung des Muskels durch 10 Grm.
2	12′	30	5,0—5,0—5,0	7,5	22,5	6,0	
3	14′	10	6,6—6,6—6,6	9,9	9,9	3,5	
4	16′	60	2,2—2,3—2,5	3,5	21,0	6,5	
5	18′	10	6,5—6,6—6,6	9,85	9,85	3,0	
6	20′	90	Doppelzuckungen, weil der Oeffnungsschlag nicht abgeblendet war.				
7	23′	10					
8	25′	10	6,5—6,5—6,5	9,75	9,75	5,0(?)	
9	27′	90	2,2—2,2—2,2	3,3	29,7	7,0	
10	29′	10	6,5—6,6—6,6	9,85	9,85	4,0	
11	31′	120	1,9—1,9—1,9	2,85	34,20	6,5	
12	35′	10	6,2—6,3—6,5	9,5	9,5	3,0	

No.	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
13	37′	200	Gewicht nicht mehr gehoben			8,0 *)	*) Keine Arbeit geleistet!
14	39′	10	6,0—6,1—6,1	9,1	9,1	3,5	
15	45′	10	5,5—5,6—5,6	8,3	8,3	3,0	
16	47′	90	1,2—1,3—1,4	1,95	17,55	5,0	
17	49′	10	5,1—5,2—5,2	7,75	7,75	3,5	
18	51′	60	2,0—2,0—2,0	3,0	18,0	4,5	
19	53′	10	4,4—4,6—4,7	6,85	6,85	3,0	

Versuch XIX (106). 29. Decbr. 1863.

No.	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1	11h 40′	30	5,0—5,4—5,5	7,95	23,85	8,5	Beob. 1—20, Spannung des ruhenden Muskels durch 30 Grm.
2	42′	30	5,1—5,4—5,5	8,0	24,0	8,5	
3	44′	60	4,2—4,3—4,3	6,4	38,4	10,0	
4	46′	30	5,3—5,5—5,5	8,15	24,45	9,0	
5	48′	90	? ?	?	?	11,5	
6	50′	30	5,5—5,8—5,9	8,6	25,80	8,5	
7	52′	60	4,2—4,6—4,9	6,85	41,10	10,0	
8	57′	30	5,9—6,0—6,0	8,95	26,85	9,0	
9	59′	90	3,5—3,8—3,8	5,55	49,95	11,5	
10	12h 1′	30	6,0—6,0—6,0	9,0	27,0	8,5	
11	3′	120	2,8—3,0—3,0	4,4	52,80	12,0	
12	5′	30	6,0—6,0—6,0	9,0	27,0	9,0	
13	7′	90	3,2—3,8—3,9	5,45	49,05	11,0	
14	9′	30	6,0—6,0—6,0	9,0	27,0	10,0	
15	13′	30	6,1—6,0—6,0	9,05	27,15	10,0	
16	16′	60	4,2—4,8—4,9	6,95	41,70	12,0	
17	18′	30	? ?	?	?	8,5	
18	20′	90	3,4—3,8—3,8	5,5	49,50	12·0	
19	22′	30	6,0—6,0—6,0	9,0	27,0	9,0	
20	24′	120	2,9—3,0—3,0	4,45	53,40	12,0	
21	28′	60	5,2—5,5—5,5	8,1	48,6	12,0	
22	30′	90	4,1—4,4—4,6	6,55	58,95	13,0	Beob. 21—29, Spannung des ruhenden Muskels durch 60 Grm.
23	32′	60	5,2—5,5—5,5	8,1	48,6	12,0	
24	34′	120	3,5—3,8—3,9	5,6	67,2	12,5	
25	38′	60	5,8—5,7—5,7	8,6	51,6	12,0	
26	42′	200	1,8—2,0—2,0	2,9	58,0	13,0	
27	44′	60	5,5—5,5—5,5	8,25	49,51	12,0	
28	46′	300	0—0—0—	0	0	11,0	
29	48′	60	5,1—5,2—5,3	7,8	46,8	10,0	

Versuch XX (107). 30. Decbr. 1863.

No.	Zeit	Gewicht in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperaturerhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1	11ʰ 36′	60	5,8—5,6—5,8	8,6	51,6	8,0	Beob. 1—8, Spannung des ruhenden Muskels durch 60 Grm.
2	38′	120	4,0—4,2—4,3	6,25	75,0	9,5	
3	40′	200	2,5—2,8—2,8	4,05	81,0	11,0	
4	42′	60	6,0—6,0—6,0	9,0	54,0	8,0	
5	44′	200	2,3—2,8—2,8	3,95	79,0	10,5	
6	46′	60	5,8—5,6—5,8	8,6	51,6	9,0	
7	48′	200	1,0—1,2—2,2	2,2	44,0	13,0,(?)	
8	50′	60	7,0(!)—5,5—5,5	9,0	54,0	9,5	! Oeffnungsinductionsschlag nicht abgeblendet! —
9	53′	90	5,2—5,2—5,2	7,8	70,2	10,5	
10	55′	200	3,0—3,1—3,2	4,65	93,0	13,5	
11	57′	90	5,2—5,2—5,2	7,8	70,2	8,5	Beob. 9—15, Spannung des ruhenden Muskels durch 90 Grm.
12	12ʰ 0′	300	2,8—2,9—2,9	4,3	129,0	11,0	
13	2′	90	5,0—5,0—5,0	7,5	67,5	8,0	
14	4′	200	2,8—3,0—3,0	4,4	88,0	10,5	
15	6′	90	5,0—5,0—5,0	7,5	67,5	8,0	

Wir sehen in diesen Versuchen mit der Grösse der Ueberlastungsgewichte sowohl die von dem Muskel verrichtete Arbeit als die von demselben entwickelte Wärme steigen. Die Aenderungen der Wärmeentwicklung beim Wechsel der Gewichte sind zwar relativ gering, aber die ausserordentliche Constanz, mit welcher sie den Gewichten entsprechend eintritt, macht sie ganz unzweifelhaft. Da nun mit den Ueberlastungsgewichten bei gleicher Ruhespannung des Muskels die Thätigkeitsspannung desselben steigt, können wir die Thatsachen des vorliegenden Paragraphen in den Satz zusammenfassen:

Die Summe von lebendigen Kräften, welche durch gleiche Reizung des Nerven in einem während der Ruhe immer gleich stark gespannten Muskel ausgelöst wird, ist Function der Spannung, in welche der Muskel während der Thätigkeit geräth. Je grösser diese Spannung, desto mehr lebendige Kräfte werden während des Ablaufes der Zuckung frei.

Man darf sich im Hinblick auf jenes interessante Verhalten des Muskels nicht vorstellen, dass die Summe von lebendigen

Kräften, welche in dem Muskel zur Geltung kommt, nur von der Reizung des Nerven, dessen Erregbarkeit und von dem Zustande des Muskels in dem Momente der Erregung durch den Nerven bestimmt werde; sie hängt ebensowohl von den Zuständen ab, in welche der Muskel nach dem Beginn seiner Thätigkeit während des Ablaufes derselben übergeführt wird, — eine Einrichtung, welche als höchst zweckmässig angesehen werden muss. Denn durch dieselbe wird es möglich, dass der Muskel die Summe von vorräthigen Spannkräften, die er während seiner Thätigkeit opfert, den Leistungen, welche ihm zugemuthet werden, auch noch nach dem Beginn der Thätigkeit und während des Verlaufes derselben anpasst.

Kehren wir jetzt zu den Versuchen des § 24 zurück, so finden die bei der Deutung derselben angeregten Zweifel jetzt ihre Beantwortung. Wenn (innerhalb gewisser Grenzen) der mit einem bestimmten Gewichte belastete Muskel bei verhinderter Arbeit mehr Wärme entwickelt als bei freier Verkürzung, so findet jener Wärmeüberschuss seine Erklärung nicht bloss in dem Ausfalle der Arbeit, sondern auch in einer Steigerung der gesammten Summe der in lebendige Kräfte umgesetzten Spannkräfte.

§ 26.

Versuche mit constanter Spannung während der Thätigkeit und variabler Spannung während der Ruhe.

Durch die Versuche des vorigen Paragraphen ist es zweifelhaft geworden, ob die Spannung, welche der Muskel während der Ruhe, also vor der Reizung durch den Nerven oder im Momente derselben besitzt, von irgend welchem Einflusse auf die Auslösung der lebendigen Kräfte in demselben ist. Denn die Erfahrungen der §§ 22 und 23 würden sich allenfalls aus den Resultaten des § 25 ableiten lassen. Ich musste deshalb zu den Versuchen des letzten Paragraphen die Gegenversuche machen. Es soll bei den folgenden Experimenten die Spannung des Muskels während der Thätigkeit immer dieselbe sein, dagegen seine Ruhespannung verändert werden.

Zu dem Ende wurde der Muskel in verschiedenem Grade gespannt, indem an den Myographionhebel nach einander die Gewichte *a b c d* u. s. f. gehängt wurden. Bei jeder Belastung wurde dann der Hebel unterstützt, um das betreffende Gewicht mit immer ein und demselben grössern Gewichte zu vertauschen. Die ersteren Gewichte bestimmten die Spannung des Muskels während der Ruhe, das letztere die Spannung während der Thätigkeit. Ein Beispiel mag den grossen Einfluss der Anfangsspannung des Muskels zeigen.

Versuch XXI (149). 15. März 1864.

No.	Zeit	Spannung durch Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperaturerhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1	9h 2′	10	2,4—2,7—2,9	4,0	36,0	7,5	Bei Beob. 1—9 wird jedes Mal 90 Grm. gehoben
2	5′	30	3,2—3,5—3,9	5,3	47,7	8,5	
3	8′	50	3,9—4,0—4,1	6,0	54,0	9,5	
4	11′	70	4,3—4,8—4,9	6,95	62,55	11,0	
5	14′	90	4,1—4,5—4,6	6,6	59,4	9,5	
6	17′	70	4,0—4,7—4,8	6,75	60,75	8,0	
7	20′	50	3,9—4,2—4,4	6,25	57,25	8,0	
8	23′	30	3,4—3,8—3,9	5,55	49,95	7,5	
9	25′	10	2,0—2,2—2,5	3,35	30,15	5,5	
10	28′	10	1,0—1,3—1,4	1,85	22,2	5,5	Bei Beob. 10—13 beträgt das gehobene Gewicht 120 Grm.
11	31′	40	2,8—2,9—3,0	4,35	52,2	7,0	
12	34′	70	3,8—3,9—4,0	5,85	70,2	8,0	
13	37′	120	3,3—3,7—3,8	5,4	64,8	8,0	

Ich habe diesen Versuchen noch eine etwas andere Gestalt gegeben, um zu zeigen, dass die Temperatursteigerung hier nicht davon abhängt, dass bei steigender Anfangsspannung und gleicher Belastung die Verkürzungsgrösse zunimmt. Man könnte auf diese Vermuthung kommen, weil allerdings oft die Hubhöhe und die Wärmeentwicklung mit einander steigen und fallen (vgl. den vorstehenden Versuch). Ich stellte deshalb Experimente an, bei welchen die Hubhöhe immer constant erhalten wurde, und zwar dadurch, dass dem Schreibhebel das Myographion mit Hülfe der beiden an dem seitlich stehenden Messingpfeiler befestigten horizontalen Arme (§ 19) nur eine ganz bestimmte und immer gleiche Excursion gestattet wurde. Der

Gang der Temperaturzunahme bei dem Wachsen der Anfangsspannung des Muskels gestaltet sich hier ganz ebenso, wie bei unbeschränkter und deshalb veränderlicher Hubhöhe, z. B.

Versuch XXII (109). 4. Januar 1864.

Nummer	Zeit	Spannung durch Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen	Nummer	Zeit	Spannung durch Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1	10^h 18′	30	8,0	Beob. 1—5. Ge-	6	10^h 38′	60	9,5	Beob. 6—10:
2	20′	90	9,0	hobenes Ge-	7	40′	100	12,0	Gehobenes
3	22′	150	13,5	wicht 150 Grm.	8	42′	150	13,5	Gewicht 200
4	24′	90	10,5	Hubhöhe con-	9	44′	100	9,5	Grm. Hub-
5	26′	30	7,5	stant 1 Mm.	10	46′	60	7,0	höhe 1 Mm.

Versuch XXIII (110). 5. Januar 1864.

Nummer	Zeit	Spannung durch Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen	Nummer	Zeit	Spannung durch Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1	9^h 51′	10	12,0	Während der	8	10^h 11′	10	13,0	
2	54′	30	13,0	ganzen Ver-	9	14′	30	15,5	
3	57′	60	15,0	suchsreihe	10	17′	60	16,5	
4	60′	90	13,5	werden jedes	11	20′	90	14,0	
5	10^h 3′	60	16,5	Mal 90 Grm.	12	26′	60	?	
6	6′	30	14,0	um 1,05 Mm.	13	29′	30	12,0	
7	8′	10	11,0	gehoben.	14	31′	10	10,0	

Endlich habe ich noch eine Versuchsform angewandt, um neben einander an demselben Muskel den Einfluss der Spannung, welche dem Muskel vor dem Beginn der Thätigkeit gegeben ist, und der Spannung, welche derselbe während der Thätigkeit erreicht, zu zeigen. Diese Versuchsform ist eine Combination der Versuche des vorigen und der ersten Versuche dieses Paragraphen. Bezeichnet *a b c d e* . . . eine Reihe von immer schwereren Gewichten, so wurde der Muskel

1) mit *a* gespannt und hob zuerst *a* drei Mal
darauf *b* ,, ,,
2) mit *b* ,, ,, ,, zuerst *b* ,, ,,
darauf *c* ,, ,,
3) mit *c* ,, ,, ,, zuerst *c* ,, ,,
darauf *d* ,, ,,
u. s. f.

Folgendes Versuchsbeispiel mag die Resultate dieses Verfahrens erläutern.

Versuch XXIV (151). 18. März 1864.

No.	Zeit	Spannendes Gew. in Grm.	Gehobenes Gew. in Grm.	Ordinaten in Mm.	Summa d. Hubhöhen in Mm.	Arbeit in Ctmtrgrm.	Temperaturerhöhung in Scalengr.	Bemerkungen
1	10h 56′	10	10	6,0—5,8 - 5,9	8,85	8,85	6,0	
2	58′	10	30	4,6—5,0—5,0	7,3	21,9	6,0	
3	11h 4′	30	30	5,2—5,3—5,3	7,9	23,7	7,5	
4	6′	30	60	3,9—4,0—4,0	5,95	35,7	8,0	
5	8′	60	60	4,1—4,2—4,4	6,35	38,1	9,0	
6	10′	60	120	2,8—3,0 3,1	4,45	53,4	9,0	
7	12′	120	120	3,3—3,8 - 3,9	5,5	66,0	11,0	
8	14′	120	200	1,9—2,0—2,1	3,0	60,0	10,5	
9	18′	30	60	4,0—4,2—4,3	6,25	37,5	8,5	
10	20′	30	30	5,4—5,2 – 5,2	7,9	23,7	7,5	
11	22′	10	30	4,9—5,0—5,0	7,45	22,35	7,0	
12	24′	10	10	5,6—5,6—5,0	8,1	8,1	6,0	
13	12h 3′	10	10	5,8—5,2—5,2	8,1	8,1	4,0	
14	5′	10	30	4,1—4,1—4,1	6,15	6,15	4,5	
15	7′	30	30	4,8—4,8—4,9	7,25	7,25	6,0	
16	9′	30	60	3,5—3,6—3,8	5,45	5,45	6,0	
17	11′	60	60	4,0—4,1—4,3	6,2	6,2	7,0	
18	13′	60	120	2,2—2,2—2,2	3,3	3,3	7,0	

In der vorliegenden Versuchsreihe macht der Spannungszuwachs vor der Thätigkeit einen viel grössern Einfluss auf die Summe der ausgelösten lebendigen Kräfte geltend, als der Spannungszuwachs während der Thätigkeit. Der Zuwachs an Spannung von 10 auf 30 Grm. hat z. B. bei Beob. 1 und 2 keinen merklichen, bei Beob. 13 und 14 einen nur geringen Einfluss auf die Wärmeentwicklung. Wird dagegen schon vor Beginn der Thätigkeit die Spannung von 10 auf 30 Grm. gesteigert, so nimmt die Wärmeentwicklung um 1,5 Sc. Gr. zu (Beob. 2 u. 3,

14 und 15). Als Endergebniss der verschiedenen in diesem Paragraphen aufgeführten Versuche ist festzuhalten, dass, gleiche Reizung vom Nerven aus vorausgesetzt,

der Muskel bei Hebung desselben Gewichtes um so mehr lebendige Kräfte entwickelt, je stärker die Spannung war, in der er sich vor der Erregung zur Thätigkeit befand.

Auch hier macht sich wieder geltend, dass diess Verhalten nur bis zu einer gewissen Grenze der Spannung gilt, von welcher ab die Summe der ausgelösten lebendigen Kräfte wieder sinkt (Vers. XX, Beob. 4, 5, 6, XXIII, 10, 11, 12).

Bevor ich nun zu den Schlüssen gelange, welche sich aus den mitgetheilten Thatsachen für unsere theoretischen Vorstellungen über die Muskelthätigkeit ergeben, will ich zunächst die Gesetze der Wärmeentwicklung in ihrer Beziehung zur mechanischen Leistung bei tetanisirten Muskeln darlegen.

Siebentes Capitel.

Versuche über die Wärmeentwicklung der Muskeln beim Tetanus.

§ 27.

Bemerkungen über die mechanischen Leistungen der Muskeln beim Tetanus, insbesondere über die Aenderungen, welche die Hubhöhen bei steigender Belastung erfahren.

Die in dem voraufgehenden Capitel mitgetheilten Beobachtungen über die Wärmeentwicklung der Muskeln bei Einzelzuckungen bildeten den Anfang meiner Untersuchungen auf diesem Gebiete. Obschon die thermischen Bestimmungen dabei ausserordentlich viel delicater sind, als beim Tetanus, weil die Werthe, um die es sich handelt, sich innerhalb sehr viel niedrigerer Grenzen bewegen, zog ich es doch vor, mit dem technisch schwierigeren Theil zu beginnen, weil derselbe der theoretisch

einfachere ist. Die Arbeit, welche ein Muskel bei einer einzelnen Zuckung leistet, indem er ein Gewicht hebt, ist durch directe Messung zu bestimmen. Die mechanische Leistung des Muskels beim Tetanus setzt der Analyse noch unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen. In den ersten Zeiträumen des Tetanus, so lange er sich verkürzt, leistet der Muskel eine messbare äussere Arbeit, indem er ein bestimmtes Gewicht auf eine bestimmte Höhe hebt. Im weiteren Verlaufe aber, nachdem das Maximum der Verkürzung erreicht worden, verrichtet der Muskel keine äussere Arbeit mehr. Seine mechanische Leistung besteht darin, dass er das belastende Gewicht verhindert, der Anziehung der Erde folgend, zu fallen. Im freien Zustande würde das Gewicht unter dem Einflusse der beschleunigenden Kraft der Schwere in jedem unendlich kleinen Zeittheilchen eine Bewegung nach abwärts machen. Man könnte sich nun vorstellen wollen, dass der Muskel in jedem Momente das Gewicht um so viel hebt, als dasselbe, sich selbst überlassen, gefallen sein würde. Die Arbeit des Muskels in einer bestimmten Zeit während des Tetanus würde das Product aus dem Gewichte in die Summe der hypothetischen kleinen Fallräume sein. Allein bei näherer Betrachtung führt diese Auffassung auch nicht zum Ziele. Zwar kann nicht bezweifelt werden, dass während des Tetanus die Muskelmolecüle, statt in einer neuen Gleichgewichtslage zu ruhen — wie der oberflächliche Anblick glauben machen möchte, — in Schwingungen um diese Gleichgewichtslage begriffen sind. Es giebt aber kein Mittel, die Zahl und Amplitude dieser Schwingungen zu bestimmen[1]. Vor allem aber hängt, selbst die Unanfechtbarkeit der ganzen Vorstellungsweise zugegeben, die Leistung des Muskels während des Tetanus noch von einem andern Momente ab, nämlich von dem Verkürzungsgrade, bei welchem das beim Beginne des Tetanus

1) HAUGHTON hat eine solche Bestimmung versucht (Outlines of a new theory of muscular action. London 1863. Medic. Centralbl. 1863. 759, indem er den Muskelton zu Grunde legte. Allein im besten Falle hat diese Bestimmung doch nur individuelle Geltung für die von ihm untersuchten Muskeln.

gehobene Gewicht während des Verlaufes des Tetanus gehalten wird. Je mehr verkürzt der Muskel ist, desto grösser seine Anstrengung.

Man kann hiernach nur ganz im Allgemeinen die mechanische Leistung des Muskels während der Dauer des Tetanus schätzen: 1) nach dem gehaltenen Gewichte, 2) nach der Zeitdauer des Tragens, 3) nach dem Verkürzungsgrade, bei welchem das Gewicht gehalten wird. Mit allen drei Grössen steigt die Leistung, und zwar mit den beiden ersten offenbar in proportionalem Verhältnisse, in welchem Verhältnisse aber mit der dritten, das ist eine nicht zu beantwortende Frage. Ich habe bei meinen unten mitzutheilenden Versuchen die Dauer des Tetanisirens in der Regel nur auf zwei Secunden ausgedehnt, die nach dem Tactschlage eines Pariser Secundenzählers abgemessen wurden. Diese Zeitdauer ist so kurz, dass der tetanisirte Muskel, nachdem er das Maximum der Verkürzung erreicht hat, sich nicht sehr merklich wieder verlängern kann. In den nachfolgenden Versuchen werde ich die Hubhöhen des Muskels jedesmal anführen, ohne damit mehr zu bezwecken, als in ihnen ein zur Schätzung der Zu- oder Abnahme der Muskelarbeit dienendes Hülfsmittel zu geben[1]).

Bei der Durchsicht meiner Versuche bin ich auf eine sehr merkwürdige, die Hubhöhen des Muskels beim Tetanus betreffende Thatsache gestossen, die mir einer genaueren Verfolgung werth erschien. Es hat sich nämlich herausgestellt, dass beim Wachsen der Belastung des Muskels unter richtig gestellten Bedingungen die Hubhöhen nicht ab-, sondern zunehmen.

Seit Ed. Weber gilt es allgemein als einer der Hauptsätze der Muskelphysiologie, dass ein Muskel, der mit den steigenden Gewichten *abcd* u. s. f. belastet wird, bei gleicher Reizung sich

1) Meyerstein und Thiry haben, von gewissen Beobachtungen ausgehend, die oben § 12 nachgesehen werden mögen, die gesammte Muskelarbeit beim Tetanus als der Hubhöhe proportional angesehen. Bei einem Tetanus von 10 Sec. aber, wie sie ihn brauchten, und bei schwereren Belastungen ändert sich der Contractionsgrad des Muskels während des Verlaufes des Tetanus sehr erheblich.

um Grössen verkürzt, welche mit dem Wachsen der Gewichte sinken. AD. FICK[1]) hat dagegen den Schliessmuskel der Anodonten sich um so stärker zusammenziehen sehen, je schwerer derselbe belastet wurde. Ganz ähnlich verhält sich der Froschmuskel innerhalb gewisser Belastungsgrenzen, wenn alle Einwirkungen auf denselben vermieden werden, welche eine schnelle Ermüdung herbeizuführen geeignet sind. Zu solchen Eingriffen rechne ich aber zu starke Belastungen und Reizung mittelst zu starker Ströme, letztere namentlich dann, wenn die Reizung direct, nicht indirect vom Nerven aus geschieht; endlich zu schnelle Aufeinanderfolge der einzelnen Reizungen. Da in meinen späteren Versuchen über die Wärmeentwicklung beim Tetanus öfters der Fall vorkommen wird, dass schwerere Gewichte höher gehoben werden, als leichtere Gewichte, und dieses Verhalten als ein Fehler meiner Versuche ausgelegt werden könnte, bin ich genöthigt, hier von vornherein die vollkommene Gesetzmässigkeit desselben durch einige eigens hierzu angestellte Versuche zu begründen.

Bei den zunächst mitzutheilenden Experimenten wurde der Wadenmuskel benutzt. Die Reizung geschah mittelst des Magnetelektromotors und unpolarisirbarer Elektroden vom Nerven aus, während Muskel und Nerv in der feuchten Kammer hingen. Die Hubhöhen wurden mittelst des PFLÜGER'schen Myographions (also in doppelter Grösse) aufgezeichnet und der Tetanus jedesmal gerade so lange fortgesetzt, bis das Maximum der Verkürzung erreicht war[2]). Die Stärke der Ströme wurde so abgestuft, dass sie eben mit Sicherheit das Contractionsmaximum lieferten. Die Reizung geschah in regelmässigen Zwischenräumen von je 2 Minuten.

---

1) Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritabeln Substanzen. Braunschweig 1863. S. 53.

2) Ich muss diess ausdrücklich hervorheben. Man darf bei diesen Versuchen nicht immer gleiche Zeiten lang, z. B. 2 Sec. lang, tetanisiren, wie ich das bei den später aufzuführenden Beobachtungen oft gethan, weil mitunter in 2 Sec. das Contractionsmaximum noch nicht erreicht ist.

Versuch XXV (174). 26. Mai 1864.

Nummer	Belastung in Grm.	Hubhöhe in Mm.	Nummer	Belastung in Grm.	Hubhöhe in Mm.	Nummer	Belastung in Grm.	Hubhöhe in Mm.	Nummer	Belastung in Grm.	Hubhöhe in Mm.
1	10	13,7	16	30	12,8	31	50	9,2	46	70	4,0
2	30	14,0	17	10	11,9	32	30	9,0	47	50	4,05
3	50	14,8	18	30	12,2	33	10	8,8	48	30	4,3
4	70	15,6	19	50	12,5	34	30	8,9	49	10	5,8
5	90	15,3	20	70	12,4	35	50	8,7	50	30	4,5
6	70	14,9	21	90	12,1	36	70	8,3	51	50	3,9
7	50	14,8	22	70	12,1	37	90	8,1	52	70	3,1
8	30	13,9	23	50	11,8	38	70	8,0	53	90	2,7
9	10	13,6	24	30	11,0	39	50	7,0 ?	54	70	2,3
10	30	14,0	25	10	10,1	40	30	7,0	55	50	2,7
11	50	14,7	26	30	10,7	41	10	6,9	56	30	2,9
12	70	14,8	27	50	10,5	42	30	6,2	57	10	4,0
13	90	14,6	28	70	10,3	43	50	5,8			
14	70	13,9	29	90	9,9	44	70	5,0			
15	50	13,3	30	70	9,5	45	90	4,8			

Die Reduction dieser Versuchsreihe auf gleiche Ermüdungsstufen nach dem allbekannten Principe Ed. Weber's ergiebt:

Ermüdungs-stufe	10 Grm. Mm.	30 Grm. Mm.	50 Grm. Mm.	70 Grm. Mm.	90 Grm. Mm.
5	13,65	13,95	14,8	15,25	**15,3**
9	13,6	13,95	14,75	14,85	**14,95**
13	12,75	13,4	14,0	14,35	**14,6**
17	11,9	12,5	12,9	13,15	**13,35**
21	11,0	11,6	12,15	**12,25**	12,1
25	10,1	10,85	11,15	**11,2**	11,0
29	9,45	**9,85**	**9,85**	**9,9**	**9,9**
33	8,8	**8,95**	**8,95**	**8,9**	**9,0**
37	7,85	7,95	7,85	**8,15**	8,1
41	**6,9**	6,6	6,4	6,5	6,45
45	**6,35**	5,25	4,925	4,5	4,8
49	**5,8**	4,4	3,925	3,55	3,75
53	**4,9**	3,7	3,3	2,7	2,7

In diesem Versuche wird also eine Zeit lang das schwerste Gewicht um die beträchtlichste Grösse gehoben. Allmählich rückt das Verkürzungsmaximum auf 70 Grm. Darauf tritt ein Stadium ein, in welchem die Gewichte von 30—90 Grm. fast gleich hoch gehoben werden (No. 29 und 33). Endlich aber, sobald die Ermüdung erheblicher wird, was sich bekanntlich

nach Weber für schwerere Gewichte schneller geltend macht, als für leichtere, rückt das Maximum der Hubhöhe sehr rasch auf 10 Grm.

Bei dem *gastrocnemius*, der ein ausserordentlich kräftiger Muskel von sehr bedeutender Primitivbündelzahl ist, darf man statt der indirecten Reizung auch directe Reizung anwenden, ohne dadurch das Ansteigen der Hubhöhen mit der Belastung zu gefährden, wie der folgende Versuch lehrt, bei welchem die Ströme direct durch den Muskel geschickt wurden. Die einzelnen Reizungen geschahen in Pausen von je 2 Minuten.

Versuch XXVI (176). 27. Mai 1864.

Nummer	Gewicht in Mm.	Hubhöhe in Mm.	Nummer	Gewicht in Mm.	Hubhöhe in Mm.	Nummer	Gewicht in Mm.	Hubhöhe in Mm.	Nummer	Gewicht in Mm.	Hubhöhe in Mm.
1	10	16,1	14	70	9,3	27	50	7,8(?)	40	30	5,0
2	30	15,8	15	50	9,0	28	70	7,0	41	10	6,0
3	50	15,4	16	30	8,7	29	90	5,8	42	30	3,6
4	70	15,1	17	10	8,3	30	70	6,0	43	50	2,4
5	90	14,8	18	30	8,5	31	50	6,6	44	70	1,9
6	70	13,8	19	50	8,1	32	30	7,0	45	90	1,0
7	50	13,0	20	70	7,9	33	10	7,2	46	70	1,1
8	30	11,9	21	90	7,5	34	30	7,0	47	50	1,5
9	10	10,5	22	70	7,1	35	50	6,1	48	30	2,0
10	30	10,5	23	50	7,6	36	70	5,9	49	10	3,1
11	50	10,5	24	30	7,9	37	90	4,0			
12	70	10,0	25	10	7,7	38	70	4,0			
13	90	9,7	26	30	7,9	39	50	4,5			

Die Reduction auf gleiche Ermüdungsstufen ergiebt:

Ermüdungsstufe	10 Grm. Mm.	30 Grm. Mm.	50 Grm. Mm.	70 Grm. Mm	90 Grm. Mm.
No. 5	13,3	13,85	14,2	14,45	**14,8**
,, 9	10,5	11,2	11,75	11,9	**12,25**
,, 13	9,4	9,6	**9,75**	9,65	9,7
,, 17	8,3	**8,6**	**8,55**	**8,6**	**8,6**
,, 21	8,0	**8,2**	7,85	7,5	7,5
,, 25	7,7	**7,9**	7,7	7,05	6,65
,, 29	**7,45**	**7,45**	7,2	6,5	5,8
,, 33	**7,2**	7,0	6,35	5,95	4,9
,, 37	**6,6**	6,0	5,3	4,95	4,0
,, 41	**6,0**	4,3	3,45	2,95	2,5
,, 45	**4,55**	2,8	1,95	1,5	1,0

Vergleicht man diesen Versuch mit dem vorigen, so sieht man zunächst, dass bei der directen Reizung die Ermüdung sich viel schneller geltend macht, als bei der indirecten Reizung, wie sich sofort ergiebt, wenn man die in derselben Columne unter einander stehenden Contractionsgrössen in beiden Versuchen mit einander vergleicht. Im Uebrigen ist der Gang der Aenderung der Hubhöhen ganz ähnlich wie im vorigen Versuche: Die Verkürzungsgrösse hat zuerst ihr Maximum bei 90 Grm., auf der Ermüdungsstufe 17 sind die Contractionen für die Gewichte von 30—90 Grm. gleich, von da ab fällt das Uebergewicht auf die geringeren Belastungen, zuerst auf 30 Grm. (No. 21 und 25), sodann auf 10 Grm. —

Muthet man dem Muskel von vornherein zu grosse Gewichte zu (z. B. 30—80—100—150 Grm.), so sieht man die Contractionsgrössen entweder nur auf dem ersten Einmündungsgrade mit den Belastungen steigen, auf den späteren sinken, oder es tritt das Letztere von vorn herein ein. —

Man dürfte geneigt sein, das unerwartete Verhalten der Hubhöhen, welches den bisherigen Erfahrungen widerspricht, als eine durch den anatomischen Bau des *m. gastrocnemius* bedingte Eigenthümlichkeit desselben anzusehen. Die Muskelbündel setzen sich bekanntlich unter spitzem Winkel an die Sehne an. Bei Dehnungen des Muskels wird dieser Insertionswinkel kleiner. Es scheint nicht so unmöglich, dass hierin der Grund der Vergrösserung der Hubhöhe beim Wachsen der Belastungen liegt — obschon dieser Umstand sich wohl bei allen Ermüdungsstufen gleichmässig geltend machen müsste[1]). Um hierüber in's Klare zu kommen, wiederholte ich die Versuche an einem Muskel von regelmässigem parallelfasrigem Baue. Der von WEBER benutzte *hyoglossus* schien mir nicht zweckmässig, weil die indirecte Reizung bei demselben sich sehr

1) Der hier erwähnte Umstand kann auch auf die Untersuchungen von L. HERMANN über das Verhältniss der Muskelleistungen zur Grösse der Reize nicht ohne einen gewissen Einfluss gewesen sein (Arch. f. Anatomie u. Physiologie 1861).

schwer anbringen lässt[1]). Ich wählte deshalb die Muskelgruppe des *rectus internus major* und *semimembranosus*[2]) am Oberschenkel des Frosches, die aus lauter fast gleich langen und parallel verlaufenden Fasern besteht und deren obere und untere Knocheninsertion sich sehr bequem zur Befestigung des Muskels selbst und zur Anbringung der Belastung eignet. Die Reizung geschah vom *plex. ischiadicus* aus, der mit dem untern Ende der Wirbelsäule in Verbindung gelassen wurde. In einer Beziehung ist dieser Muskel nicht sehr geeignet: Die Leistungsfähigkeit desselben sinkt, auch wenn er sich ganz selbst überlassen bleibt, ohne durch Versuche angestrengt zu werden, sehr viel schneller als die des Wadenmuskels, eine Thatsache, die mir schon vor Jahren Herr du Bois-Reymond mitgetheilt hat. Um diesen Uebelstand auf ein möglichst geringes Maass zurückzuführen, muss man die Präparation mit äusserster Schonung vornehmen und alle Präparate verwerfen, die während derselben irgend welche Verletzung erfahren haben. Bei vorsichtiger Behandlung, und namentlich bei indirecter Reizung des Muskels bestätigen sich nun durchaus die an dem *gastrocnemius* gemachten Erfahrungen, wie die folgenden Versuchsbeispiele zeigen mögen.

---

1) In Weber's Versuchen finden sich übrigens Andeutungen des von mir gefundenen Verhaltens auch am *hyoglossus* trotz der directen Reizung, z. B. Muskel *B* liefert folgende Contractionsgrösse:

Ermüdungsgrad	5 Grm.	10 Grm.	15 Grm.
3	25,7	**25,95**	25,5
5	24,5	**24,65**	24,2
7	23,3	**23,25**	22,45;

es werden also auf der 3ten und 5ten Ermüdungsstufe 10 Grm. höher gehoben als 5 Grm. — Dasselbe wiederholt sich bei Muskel *A* für die zweite Stufe, bei Muskel *C* für Stufe 8 (während auf Stufe III 5, 10, 15 Grm. fast gleich hoch gehoben werden), bei Muskel *D* für Stufe 4.

2) Ecker, Anatomie des Frosches, 111 und 115.

Versuch XXVII (181). 4. Juli 1864.

Die einzelnen Reizungen in Intervallen von je 45 Secunden.

No.	Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.	No.	Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.
1	20	29,9	11	20	24,4
2	10	29,2	12	10	23,8
3	20	29,0	13	20	23,1
4	10	27,9	14	10	23,1
5	20	27,9	15	20	22,1
6	10	27,0	16	10	21,9
7	20	26,9	17	20	21,0
8	10	25,9	18	10	20,9
9	20	25,7	19	20	19,8
10	10	24,5			

Die Reduction auf gleiche Ermüdungsstufen liefert folgende Tabelle:

No.	10 Grm. Mm.	20 Grm. Mm.	No.	10 Grm. Mm.	20 Grm. Mm.	No.	10 Grm. Mm.	20 Grm. Mm.
2	29,2	**29,45**	8	25,9	**26,3**	14	**22,5**	22,1
3	28,55	**29,0**	9	25,2	**25,7**	15	**21,9**	21,55
4	27,9	**28,45**	10	24,5	**25,05**	16	**21,4**	21,0
5	27,45	**27,9**	11	24,15	**24,4**	17	**20,9**	20,4
6	27,0	**27,3**	12	**23,8**	23,75	18	**20,2**	19,8
7	26,45	**26,9**	13	**23,45**	23,1			

Versuch XXVIII (182). 5. Juli 1864.

Die einzelnen Reizungen in Pausen von je 3/4 Min.

No.	Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.	No.	Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.	No.	Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.
1	10	29,0	13	10	26,1	25	10	21,2
2	20	29,0	14	20	26,0	26	20	20,1
3	30	29,1	15	30	26,0	27	30	19,1
4	40	29,0	16	40	25,7	28	40	17,0
5	30	28,8	17	30	25,1	29	30	16,8
6	20	28,5	18	20	24,8	30	20	17,0
7	10	28,0	19	10	24,1	31	10	17,0
8	20	28,0	20	20	23,9	32	20	15,1
9	30	28,0	21	30	23,1	33	30	13,1
10	40	27,8	22	40	22,7	34	40	11,8
11	30	27,4	23	30	22,0			
12	20	26,8	24	20	21,6			

Reductionstabelle.

No.	10 Grm. Mm.	20 Grm. Mm.	30 Grm. Mm.	40 Grm. Mm.	No.	10 Grm. Mm.	20 Grm. Mm.	30 Grm. Mm.	40 Grm. Mm.
4	28,5	28,75	28,95	**29,0**	19	24,1	**24,35**	24,1	24,2
7	28,0	28,25	28,4	**28,4**	22	22,65	**22,75**	22,55	22,7
10	27,05	27,4	27,75	**27,8**	25	**21,2**	20,8	20,55	19,85
13	26,1	26,4	26,7	**26,75**	28	**19,1**	18,55	17,95	17,0
16	15,1	25,4	25,65	**25,7**	31	**17,0**	16,05	14,95	14,4

Versuch XXIX (183). 6. Juli 1864.

No.	Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.	No.	Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.
1	10	33,8	16	30	27,5
2	30	33,8	17	10	26,4
3	50	33,9	18	30	25,8
4	30	33,4	19	50	24,1
5	10	33,3	20	30	24,1
6	30	32,8	21	10	24,1
7	50	32,8	22	30	22,0
8	30	32,0	23	50	18,3
9	10	31,1	24	30	19,9
10	30	31,0	25	10	20,7
11	50	30,3	26	30	16,9
12	30	30,0	27	50	12,8
13	10	29,1	28	30	13,9
14	30	28,8	29	10	15,3
15	50	27,8			

Reductionstabelle.

No.	10 Grm. Mm.	30 Grm. Mm.	50 Grm. Mm.	No.	10 Grm. Mm.	30 Grm. Mm.	50 Grm. Mm.
3	33,55	33,6	**33,9**	17	26,4	**26,65**	25,95
5	33,3	33,1	**33,35**	19	**25,25**	24,95	24,1
7	32,2	32,4	**32,8**	21	**24,1**	20,95	18,3
9	31,1	31,5	**31,55**	23	**22,4**	20,95	18,3
11	30,1	**30,5**	30,3	25	**20,7**	18,4	15,55
13	29,1	**29,4**	29,05	27	**18,0**	15,4	12,8
15	27,75	**28,15**	27,8				

Ein Blick auf die Reductionstabellen dieser Versuche lehrt, dass sich auch an parallelfasrigen Muskeln von regelmässigem Bau das an dem Wadenmuskel gewonnene Gesetz bestätigt.

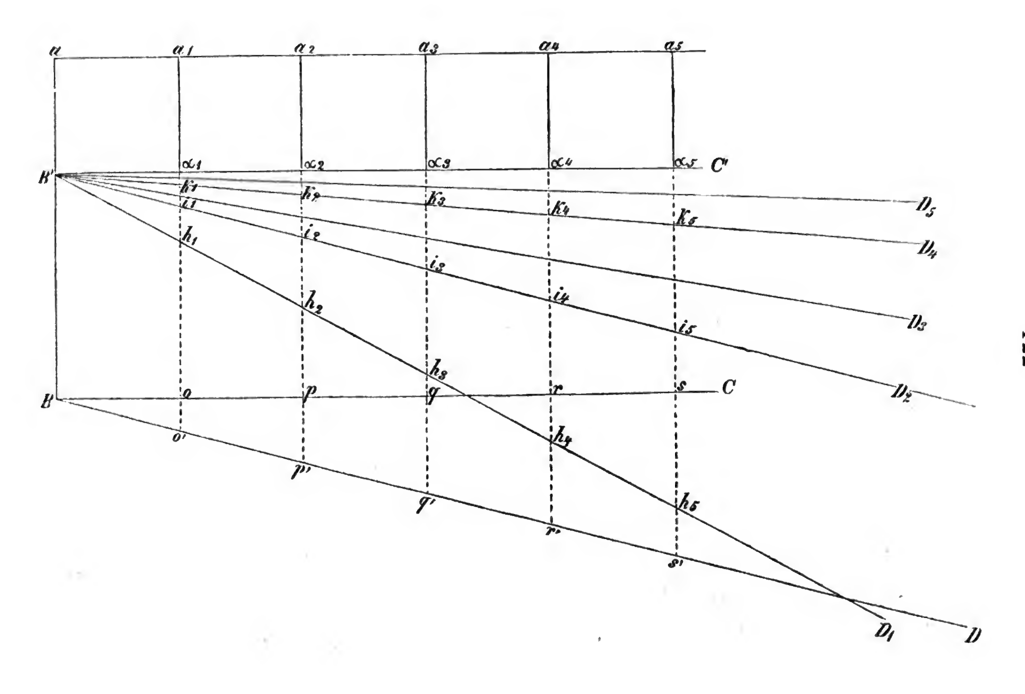
Im ganz frischen Zustande des Muskels werden — selbstverständlich bis zu gewissen Grenzen hin — schwerere Gewichte höher gehoben als leichtere Gewichte. Die Hubhöhe wächst mit der Belastung. Erst bei höhern Ermüdungsgraden tritt das bisher als allgemein gültig angesehene Gesetz in Kraft, dass mit zunehmenden Belastungen die Hubhöhen sinken.

Ich suche den Hauptgrund, weshalb das von mir beobachtete Verhalten früherhin nicht bemerkt worden ist, in dem Umstande, dass man bei der Untersuchung der mechanischen Leistungen der Muskeln fast immer directe Reizung angewandt hat. Nach der bekannten Untersuchung von Rosenthal muss die Stromdichte im Muskel viel höher steigen als im Nerven, um Erregung herbeizuführen. Die physikalischen Nebenwirkungen des Stromes werden ohne Zweifel die physiologische Leistungsfähigkeit des direct gereizten Muskels beeinträchtigen müssen. Ich habe eine grössere Zahl von Versuchen an der Muskelgruppe des *rectus internus major* und *semimembranosus* mit directer Erregung angestellt. Nur einzelne lieferten das bei indirecter Reizung gewonnene Ergebniss, und auch dann immer nur auf den allerersten Ermüdungsstufen. Bei der Mehrzahl der Experimente sank die Hubhöhe von vornherein mit dem Steigen der Gewichte, selbst dann, wenn ich die Muskeln am lebenden Thiere mit möglichster Erhaltung des Blutlaufes und umhüllt von der Haut untersuchte.

Ein Hauptresultat der Arbeit Ed. Weber's ist der Satz, dass die Dehnbarkeit des thätigen Muskels grösser ist als die des ruhenden. Angesichts der Thatsache, dass bei ganz frischen Muskeln die Hubhöhe mit wechselnden Gewichten steigt, kann beim ersten Anblicke jener Satz in Frage gestellt werden, wie sich aus folgender Betrachtung ergiebt, die sich an eine analoge L. Hermann's [1]) anschliesst.

---

1) Archiv f. Anat. und. Physiol. 1861. S. 382, 383, 384.


a
a1
a2
a3
a4
a5
B'
α1
α2
α3
α4
α5
C'
D5
D4
D3
D2
B
o
p
q
r
s
C
o'
p'
q'
r'
s'
D1
D

Es sei aB die Länge des ruhenden, aB' die des thätigen Muskels. Auf die Abscisse BC seien als Ordinaten nach unten hin die Verlängerungen oo', pp', qq' u. s. f. aufgetragen, welche der ruhende Muskel durch die Gewichte x, $2x$, $3x$ u. s. f. erfährt, — wobei wir der Einfachheit wegen annehmen, dass die Dehnungen den Gewichten proportional erfolgen, was in Wirklichkeit nicht der Fall ist. Die Differenz der Länge des unthätigen Muskels bei den einzelnen Belastungen und der Hubhöhen bei denselben Belastungen ergiebt die Längen, welche der thätige Muskel bei diesen Belastungen annimmt. Der Unterschied dieser Längen aber und derjenigen, welche der thätige Muskel ohne Belastung annimmt, ergiebt die Dehnungsgrössen des thätigen Muskels.

Nehmen wir nun erstens an, dass mit wachsenden Gewichten die Hubhöhen kleiner würden, so folgt schon unmittelbar aus dieser Thatsache, dass die Dehnbarkeit des thätigen Muskels grösser sein müsse als die des ruhenden. Das lehrt sofort ein Blick auf die Figur, in welcher BB', o^1h_1, p^1h_2, q^1h_3 u. s. f. die Hubhöhen bei den Belastungen o, x, $2x$ . . . bedeutet, also aB', a_1h_1, a_2h_2 . . . die Längen des thätigen Muskels bei diesen Gewichten und α_1h_1, α_2h_2 . . . die Dehnungen desselben durch die Gewichte x, $2x$. . . . Die Linie Bh_1h_2. . . ist die Dehnungslinie des thätigen Muskels. Offenbar sind die Dehnungen, welche die Längeneinheit des ruhenden Muskels durch die wachsenden Gewichte erfährt (also die Quotienten $\frac{oo^1}{oa_1}$, $\frac{pp_1}{a_2p}$, $\frac{qq_1}{a_3q}$ . . .) kleiner als die entsprechenden Drehungen beim thätigen Muskel (die Quotienten $\frac{\alpha_1h_1}{\alpha_1a_1}$, $\frac{\alpha_2h_2}{\alpha_2a_2}$, $\frac{\alpha_3h_3}{\alpha_3a_3}$ . . . .).

Nehmen wir zweitens, es seien die Hubhöhen für alle Gewichte gleich, so bleibt immer die Dehnbarkeit des thätigen Muskels grösser als die des ruhenden. Die Dehnungslinie des thätigen Muskels $B'D_2$ geht dann der des ruhenden Muskels BD parallel. Die absoluten Grössen der Dehnungen sind für die beiden Zustände des Muskels gleich, folglich die relative Dehnung des thätigen Muskels viel grösser als die des ruhenden, da die natürliche Länge des erstern viel kleiner ist als die des letztern.

Wenn nun aber die Hubhöhen mit wachsenden Gewichten zunehmen, lässt sich von vornherein über das Verhältniss der Dehnbarkeit des ruhenden und thätigen Muskels nichts mehr sagen. Es sind hier drei Fälle möglich. Erstens die Dehnungslinie des thätigen Muskels hat eine solche Lage B^1D_4, dass die Quotienten $\frac{k_1\alpha_1}{\alpha_1 a_1} = \frac{oo^1}{oa_1}$, $\frac{k_2\alpha_2}{\alpha_2 a_2} = \frac{p_1 p}{pa_2}$, $\frac{k_3\alpha_3}{\alpha_3 a_3} = \frac{q_1 q}{qa_3}$ u. s. f. sind. Dann ist die Dehnbarkeit des thätigen Muskels gleich der des ruhenden. Zweitens die Dehnungslinie des thätigen Muskels kann die Lage B^1D_5 haben, so dass also Winkel $D_5B^1C^1 < D_4B^1C^1$ ist. Dann ist die Dehnbarkeit des thätigen Muskels geringer als die des ruhenden. Endlich die Dehnungslinie des thätigen Muskels kann zwischen B^1D^2 und B^1D^4 liegen, also in der Richtung B^1D^3. Dann ist die Dehnbarkeit des thätigen Muskels grösser als die des ruhenden.

Diese drei Möglichkeiten liegen für den in Wirklichkeit beim ganz frischen Muskel zutreffenden Fall vor, dass die Hubhöhen mit wachsenden Gewichten steigen. Nur die Ausrechnung der durch Versuche gewonnenen Zahlen kann hier entscheiden.

Ich habe nun in der That eine Anzahl von Versuchen mit Rücksicht auf diese Frage angestellt, welche ganz constant zu dem Resultate führen, dass die wirkliche Lage der Dehnungslinie des thätigen Muskels der Lage B^1D_3 entspricht, dass also trotz des Ansteigens der Hubhöhen mit den Gewichten die Dehnbarkeit des thätigen Muskels sich als grösser herausstellt als die des ruhenden Muskels. Da diese Versuche zu keinem neuen Resultate führen, erspare ich mir die specielle Aufführung derselben im Interesse des Raumes.

Nach der Darstellung, welche ich in diesem Paragraphen gegeben, wird es nun nicht mehr befremden, wenn in den im Folgenden aufzuführenden Versuchen über die Wärmeentwicklung beim Tetanus nicht selten die Hubhöhe bei schwereren Belastungen grösser ausfällt als bei leichteren Gewichten.

§ 28.

Ueber die Wärmeentwicklung tetanisirter Muskeln im Allgemeinen.

Solger, wie Meyerstein und Thiry sahen bei ihren Versuchen über die Wärmeentwicklung tetanisirter Muskeln[1]) den Multiplicator beim Beginn des Tetanus eine Ablenkung im Sinne einer Abkühlung des in den thätigen Muskel versenkten Thermoelementes machen und schlossen daraus auf eine wirkliche Temperaturerniedrigung des thätigen Muskels, welche die Göttinger Forscher von einer Aenderung der specifischen Wärme der Muskelsubstanz beim Uebergange aus der Ruhe zur Thätigkeit ableiteten.

Valentin konnte bei seinen thermoelektrischen Versuchen[2]) an den Muskeln von Murmelthieren die Beobachtung Solger's, welche ihm bei Abfassung seiner Arbeit allein vorgelegen zu haben scheint, nicht bestätigen.

Ich muss mich in Bezug auf die sog. »negative Wärmeschwankung« Hrn. Valentin anschliessen. Ich habe das Phänomen während der ersten Periode meiner Beobachtungen oft genug eintreten sehen. Seit ich mich aber der beweglich aufgehängten und mit einem Korkrahmen an ihrem Querschnitte umgebenen Thermosäule bediene, welche sich mit dem Muskel hebt und senkt und immer fast genau denselben Puncten des Muskels anliegt, ist die »negative Schwankung« mir nicht mehr zu Gesicht gekommen. Sie rührt bei den Versuchen der obengenannten Forscher zweifelsohne nur davon her, dass die Thermoelemente derselben sich bei der Zusammenziehung des Muskels in demselben beträchtlich verschoben. Die Muskeln haben immer eine Temperatur, etwas niedriger als die umgebende Luft. Am schnellsten erwärmen sich die Puncte des Muskels, welche während der Ruhe des Muskels längere Zeit mit dem metallischen Thermoelement in Berührung sind. Zieht sich der Muskel zusammen, so verschiebt sich innerhalb desselben[3]) die

1) s. oben § 12.

2) Moleschott's Untersuchungen IX. 242.

3) s. Ausführlicheres oben § 17, wo ich über die Nachtheile, welche die

Löthstelle und kommt mit andern, weniger warmen Theilen des Muskels in Berührung; daher der negative Ausschlag. Mit dieser Erklärung stimmt überein,

1) dass der negative Ausschlag am grössten ist bei den beträchtlichsten Verkürzungen (Meyerstein und Thiry). Denn mit der Verkürzung wächst die Grösse der Verschiebung der Thermosäule im Innern des Muskels.

2) Dass Solger die »negative Schwankung« oft nur bei der ersten Beobachtung einer Versuchsreihe eintreten sah, später nicht mehr. Bei dem ersten Tetanus nämlich erwärmen sich die neuen Muskeltheile, mit welchen das Thermoelement während der Zusammenziehung in Contact tritt; die Temperaturdifferenz zwischen diesen und denjenigen Muskeltheilen, mit welchen das Thermoelement während der Ruhe in Berührung ist, wird geringer und damit für den nicht sehr empfindlichen Apparat, den Solger benutzte, verschwindend.

3) Dass bei Meyerstein und Thiry die »negative Schwankung« constanter war und namentlich grösser ausfiel, als bei Solger, of so bedeutend, dass die nachfolgende Erwärmung während eines 10 Sec. langen Tetanus dieselbe nicht ausglich. Die Thermosäule von Meyerstein und Thiry nämlich, welche in ihrer Mitte an einer Drehungsaxe befestigt war, bedingte eine grössere Verschiebung im Innern des Muskels bei der Zusammenziehung, als das frei bewegliche Thermoelement Solger's. Aus der oft enormen Grösse der Abkühlung bei Meyerstein und Thiry möchte ich nach meinen Erfahrungen fast schliessen, dass diese Forscher Frösche benutzten, die vor den Versuchen in einem kälteren Raume als in dem Experimentirzimmer aufbewahrt worden waren. Unter dieser Voraussetzung muss nämlich die Temperaturdifferenz zwischen denjenigen Stellen des Muskels, die dem Thermoelement während der Ruhe unmittelbar anlagen und sich deshalb der Zimmertemperatur schnell nähern, und den ferner davon gelegenen Stellen, die erst bei

---

Einsenkung der Thermoelemente in den Muskel bedingt, mich bereits hinreichend ausgelassen habe.

der Zusammenziehung mit dem Thermoelement in Contact kommen, an Grösse offenbar zunehmen.

4) Dass ich selbst den negativen Ausschlag oft sah, so lange meine Thermosäule fest stand und der Muskel sich an derselben bei der Verkürzung beträchtlich verschob, und so lange ich nicht die in der nächsten Umgebung über und unter dem Querschnitte meiner Säule befindlichen Stellen der Muskeloberfläche durch den Korkrahmen vor Verdunstung und damit vor Abkühlung schützte. —

Für mich besteht somit kein Zweifel mehr über die wahre Natur der »negativen Schwankung«. Mir kam die Erscheinung von vornherein so verdächtig vor, dass ich Hrn. Solger vor Täuschungen, wie sie sich nunmehr wirklich herausgestellt haben, warnte, und als derselbe dennoch seine Beobachtung veröffentlichte, in einer Anmerkung zu seiner Arbeit meine Zweifel äusserte. Ich selbst habe eine Zeit lang mit jener Irrthumsquelle gekämpft, bis eine neue Verbesserung meiner Apparate sie beseitigte. —

Die Temperatur des Muskels steigt also sofort beim Beginne des Tetanus. Lässt man denselben lange Zeit andauern, so vergrössert sich die Ablenkung des Galvanometers mehr und mehr, anfangs schneller, später langsamer, bis zu einem gewissen Maximum. Auf diesem bleibt der Spiegel, während der Tetanus fortdauert, eine Zeit lang stehen, um dann allmählich langsam seinen Rückgang anzutreten. Der letztere hat einen doppelten Grund. Die Ablenkung vergrössert sich, so lange der Muskel der Thermosäule mehr Wärme liefert, als diese nach aussen hin durch Strahlung und Leitung verliert. Sinkt die Energie des Tetanus, so wird allmählich Gewinn und Verlust gleich, endlich ersterer geringer als letzterer. Damit muss Verringerung der Ablenkung eintreten. Zweitens aber wird bei beträchtlicher Erwärmung der dem tetanisirten Muskel anliegenden Löthstellen allmählich eine Fortleitung der Wärme durch die Masse der Säule bis zu den Löthstellen des andern Querschnittes eintreten müssen und dadurch eine Abnahme der Temperaturdifferenz beider Seiten und somit eine Verringerung der Ablenkung bedingt werden.

Ich will an dieser Stelle gleich noch zwei Puncte erledigen, welche der Voruntersuchung über die Wärmeentwicklung beim Tetanus angehören. Wenn die Stärke der tetanisirenden Ströme von einem Minimum aus allmählich gesteigert wird, nimmt die Energie des Tetanus bis zu einer gewissen Grenze hin zu, die Contraction steigt bis zu einem Maximum. Weitere Verstärkung der Ströme hat auf die Grösse der Zusammenziehung keinen Einfluss mehr. Es fragt sich nun aber, ob mit dem Maximum des mechanischen Effectes das Maximum der Einwirkung auf den Muskel überhaupt erreicht ist. Man könnte daran denken, dass die Grenze der Verkürzung für den Muskel durch eine innere mechanische Anordnung desselben bedingt sei und dass weitere Steigerung der Intensität der reizenden Ströme zwar noch mehr lebendige Kräfte auslöse, die aber nur unter der Form von Wärme auftreten. Diese Vermuthung bestätigt sich nicht. Mit dem Maximo des mechanischen Effectes ist auch das Maximum des thermischen Effectes erreicht.

Eine ganz ähnliche Frage lässt sich mit Bezug auf die Zahl der tetanisirenden Ströme aufwerfen. Die Energie des Tetanus ist bekanntlich Function der Anzahl von Dichtigkeitsschwankungen, welche den Nerven während der Zeiteinheit trifft. Sie steigt anfangs mit wachsender Zahl der reizenden Ströme, erreicht ein Maximum und sinkt später, zuletzt bis auf Null. Es fragt sich nun, ob sich die Wärmeentwicklung ähnlich verhält. Ich habe mich, um hierüber Gewissheit zu erlangen, eines besonderen, sehr sicheren Unterbrechungsapparates bedient, ganz ähnlich der von mir bei einer andern Gelegenheit beschriebenen Vorrichtung [1]. Die Unterbrechungszahl wurde allmählich so weit getrieben, dass die Verkürzungsgrösse des Muskels von einem Minimum zum Maximum aufstieg und dann wieder erheblich sank, wenn sie auch nicht auf Null herabgesetzt wurde. Es zeigte sich, dass die Wärmeentwicklung einen der Energie des Tetanus ganz analogen Verlauf nahm: sie stieg, so lange jene zunahm, und sank, als jene abzunehmen begann.

---

1) Studien des physiologischen Instituts zu Breslau I, 65.

Bei den nachfolgenden Untersuchungen, bei welchen der Muskel vom Nerven aus mittelst des Magnetelektromotors tetanisirt wurde, ist immer eine mittlere Zahl von Inductionsströmen und eine solche Stärke derselben gewählt worden, dass mit Sicherheit an dem mit einem kleineren Gewichte belasteten Muskel das Contractionsmaximum erreicht wurde.

Da die Verhältnisse beim Muskeltetanus sich ganz ähnlich gestalten, wie bei Einzelzuckungen, kann ich mich hier bei der Darstellung der Resultate sehr kurz fassen.

§ 29.

Einfluss der Ermüdung des Muskels auf die Wärmeentwicklung beim Tetanus.

Bei den Versuchen mit Einzelzuckungen stellte sich heraus[1]), dass in Folge der Ermüdung des Muskels die Arbeitsleistung wie die Wärmeentwicklung sinkt, letztere aber mit viel grösserer Geschwindigkeit als erstere. Noch schärfer als bei jenen Versuchen prägt sich dies Verhalten beim Muskeltetanus aus. Freilich fehlt es hier an einem Mittel, die Arbeitsleistung genauer zu controliren. Denn die Hubhöhe kann meiner Ansicht nach nicht als proportionales Maass für die Arbeit gelten. Wenn ich trotzdem bei den folgenden Versuchsbeispielen die Hubhöhen mit aufführe, so geschieht dies theils, um irgend ein ungefähres Criterium für die Energie des Tetanus zu haben, theils im Hinblicke auf die Angabe von Meyerstein und Thiry, dass die Wärmeproduction — wenigstens innerhalb gewisser Grenzen — sich proportional mit den Hubhöhen ändere, eine Angabe, die sich bei meinen Beobachtungen nicht bestätigt hat.

---

1) s. oben § 21.

Versuch XXX (168). 30. April 1864.

Tetanus je zwei Secunden. Belastung 200 Grm.

Nummer	Zeit	Temperatur-erhöhung in Scalen-graden	Hubhöhen*) in Mm.	Nummer	Zeit	Temperatur-erhöhung in Scalen-graden	Hubhöhen in Mm.
1	11h 35′	48,0	15,0	8	12h 10′	15,5	11,0
2	40′	38,5	14,6	9	15′	13,0	10,0
3	45′	36,0	14,2	10	20′	16,0(?)	9,3
4	50′	32,5	13,9	11	25′	11,0	8,8
5	55′	29,0	13,2	12	30′	11,0	8,1
6	12h	25,5	12,5	13	35′	10,5	7,5
7	12h 5′	18,5	11,9	14	40′	8,0	7,0

*) Als Hubhöhen sind hier die auf der Schreibtafel des Myographion aufgezeichneten Ordinaten angegeben, also eigentlich die doppelten Contractionsgrössen.

Versuch XXXI (170). 4. Mai 1864.

Tetanus je 5 Sec. Belastung 200 Grm.

Nummer	Zeit	Temperatur-erhöhung in Schlengrad.	Hubhöhen in Mm.	Nummer	Zeit	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Hubhöhen in Mm.
1	11h 55′	67,0	14,9	7	12h 13′	18,0	11,0
2	58′	43,0	14,7	8	16′	12,0	8,0
3	12h 1′	33,0	14,0	9	19′	7,5	4,6
4	4′	28,5	13,8	10	22′	6,5	2,3
5	7′	25,0	13,0	11	25′	2,0	1,5
6	10′	22,0	12,4	12	27′	1,0	0,9

Es reichen diese Beispiele aus, um zu zeigen, dass die Wärmeentwicklung beim Tetanus viel schneller sinkt, als die Hubhöhen, wenn die Erregbarkeit allmählich abnimmt. Der ermüdende Muskel erfüllt seinen Zweck, mechanische Arbeit zu leisten, so lange, als irgend möglich, selbst auf Kosten der Wärmeproduction, die doch immer nur ein Nebenresultat seiner Thätigkeit ist, — wahrlich eine zweckmässige Anordnung der Natur!

§ 30.

Verhalten der Wärmeentwicklung tetanisirter Muskeln bei steigender Belastung.

Wenn ein Muskel von seinem Nerven aus tetanisirt und dabei mit steigenden Gewichten belastet wird, so nimmt die Wärmeentwicklung mit der Belastung zu.

Ein Maximum der Belastung, von welchem ab die Wärmeentwicklung wieder sinkt (vgl. § 22), scheint erst bei äusserst hohen Gewichtswerthen einzutreten. —

Die folgenden Versuchsbeispiele mögen zum Beweise des eben aufgestellten Satzes dienen:

Versuch XXXII (163). 16. April 1864.

Tetanus je 2 Secunden.

Nummer	Zeit	Gewicht in Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Hubhöhe in Mm.	Nummer	Zeit	Gewicht in Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Hubhöhe in Mm.
1	10ʰ 44′	20	24,5	12,9	6	11ʰ 9′	200	39,0	14,8
2	49′	60	28,0	15,2	7	15′	120	28,0	14,5
3	54′	120	40,5	16,0	8	20′	60	25,0	14,0
4	59′	200	43,0	15,5	9	25′	20	22,0	12,5
5	11ʰ 4′	400	54,0	14,4					

Versuch XXXIII (156). 26. März 1864.

Tetanus je 2 Sec. Der Muskel war vorher bereits durch andere Versuche stark ermüdet. Die Hubhöhen konnten leider nicht gemessen werden, da die Myographiontafel, auf welcher sie gezeichnet waren, zerbrach.

Nummer	Zeit	Gewicht in Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	Nummer	Zeit	Gewicht in Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengrad.
1	11ʰ 43′	500	61,0	8	12ʰ 6′	100	7,0
2	49′	300	26,0	9	8′	300	32,0
3	52′	150	12,0	10	10′	500	44,0
4	55′	100	9,5	11	13′	300	23,0
5	58′	60	6,0	12	16′	100	4,0
6	12ʰ 1′	20	1,0	13	19′	20	0,0
7	4′	20	0,0	14	21′	500	31,5

Diese Zahlen sprechen, denke ich, deutlich genug. Der letzte Versuch zeigt in Beob. 7 und 13, dass bei starker Ermüdung die Wärmeentwicklung für meine Apparate unmerklich werden kann, während noch immer mechanische Arbeit geleistet wird, — eine Thatsache, die ich oben in § 21 bereits mit Bezug auf die Reizung durch einzelne Inductionsschläge erwähnt habe. —

Meyerstein und Thiry berichten rücksichtlich der Beziehungen zwischen Belastung und Wärmeproduction beim Tetanus: »Für die Wärmeproduction ist keine derartige Beziehung »aufzufinden. Allerdings findet man zuweilen, aber durch- »aus nicht constant, dass der unbelastete Muskel bei »gleichem Reize weniger Wärme entwickelt als der belastete, »in der Art, dass, wenn zuerst ohne Belastung gereizt wurde, »ein Thermostrom von geringerer Intensität erzeugt wurde, als »wenn nachher der gleiche Reiz auf den belasteten Muskel »wirkte, während doch wegen der Ermüdung im letzteren Falle »eher weniger Wärme hätte erwartet werden können...... Wir »beobachteten den fraglichen Umstand immer nur am Anfange »einer Versuchsreihe an einem Muskel, meist nur bei den zwei »ersten Reizungen, wo noch bedeutende Contractionen in Be- »tracht kamen, während später der Muskel auch ohne Be- »lastung bei jeder folgenden Reizung diejenige Abnahme der »Wärmeproduction zeigte, welche Folge der Ermüdung war.« —

Das Abweichende der Resultate der Göttinger Forscher hat wahrscheinlich darin seinen Grund, dass sie wegen der nicht zureichenden Empfindlichkeit ihres thermoelektrischen Apparates genöthigt waren, den Tetanus jedesmal auf 10 Secunden auszudehnen, eine Dauer, die ausreichend ist, um sehr schnelle Ermüdung herbeizuführen und dadurch die gesetzliche Beziehung zu verdecken, welche zwischen der Wärmeentwicklung und der Belastung obwaltet.

§ 31.

Verhalten der Wärmeentwicklung beim Tetanus, wenn der Muskel mit steigenden Gewichten belastet, aber an der Verkürzung bei der Reizung verhindert wird.

Wenn man den Muskel mit steigenden Gewichten belastet und vom Nerven aus durch einen tetanisirenden Vorgang reizt, während er durch Fixirung beider Enden an der Verkürzung verhindert wird: so steigt die Wärmeentwicklung mit der Grösse des belastenden Gewichtes oder dem Grade der Spannung, welche dem Muskel durch jenes ertheilt wird.

Der Beweis für die Richtigkeit dieses Satzes lässt sich hier häufig nicht so direct liefern, wie bei den entsprechenden Versuchen mit einzelnen Zuckungen (s. oben § 23). Wenn man nämlich einen tetanisirten Muskel verhindert, sich zu verkürzen, tritt eine ausserordentlich starke Ermüdung ein. Der Elasticitätscoefficient des Muskels sinkt dabei so erheblich, dass derselbe sich nach Unterbrechung des tetanisirenden Vorganges beträchtlich über seine ursprüngliche Länge ausdehnt. Wenn man nun eine Versuchsreihe mit den steigenden Gewichten $A\,B\,C\,D$ anstellt, so wirken bei jeder spätern Beobachtung gegenüber der voraufgehenden zwei Einflüsse einander entgegen, der der stärkern Spannung durch das grössere Gewicht und der der Ermüdung. Jener steigert, dieser vermindert die Wärmeentwicklung. Wenn α und α_1 die bei zwei auf einander folgenden Versuchen unter dem Einflusse des Gewichtes A hervorgebrachten Temperaturwirkungen bezeichnet, so wird wegen der Ermüdung $\alpha_1 < \alpha$ sein. Wird beim zweiten Versuche statt des Gewichtes A das schwerere Gewicht B benutzt, so wird der entsprechende thermische Effect $\alpha_1 + \beta$ sein. Es kann nun $\alpha_1 + \beta > \alpha$ oder $\alpha_1 + \beta < \alpha$ sein; letzteres wird dann eintreten, wenn der durch die stärkere Spannung herbeigeführte positive Temperaturzuschuss β kleiner ist, als der durch die Ermüdung bewirkte negative Temperaturzuwachs $(\alpha - \alpha_1)$. Um auch in dem letzteren, ziemlich häufigen, Falle noch die Wirkung der stärkeren Span-

nung hervortreten zu lassen, muss man die Versuche mit der Gewichtsreihe *A, B, C, D*... entweder nach dem Schema *A—B—A—C—A—D—A* oder nach dem Schema *A—B—C—D—C—B—A* ordnen und im ersteren Falle die Wärmeentwicklung bei den Versuchen *B—C—D* vergleichen mit dem Mittel aus den jedesmaligen beiden benachbarten *A*-Versuchen, im zweiten Falle das Mittel der beiden *A*-, *B*- und *C*-Versuche vergleichen mit dem Ergebnisse des *D*-Versuches. Zwei Beispiele mögen das Verfahren und die Resultate erläutern.

Versuch XXXIV (153). 20. März 1864.

Je drei Secunden Tetanus.

No.	Zeit	Spannung durch Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengraden	Mittel aus den correspondirenden Versuchen mit 30 Grm.
1	10h 5′	30	70,0	
2	10′	60	64,0	63,0
3	15′	30	56,0	
4	20′	90	60,5	54,5
5	25′	30	53,0	
6	30′	120	55,0	50,75
7	35′	30	48,5	
8	40′	200	47,5	44,5
9	45′	30	40,5	

Versuch XXXV (156). 26. März 1864.

Je zwei Secunden Tetanus.

No.	Zeit	Spannung durch Grm.	Temperatur-erhöhung in Scalengraden	Reduction auf gleiche Ermüdung			
1	10h29′	20	58,0	No.	20 Grm.	90 Grm.	200 Grm.
2	34′	90	75,0	3	47,5	65,5	67,0
3	39′	200	67,0				
4	45′	90	55,5				
5	50′	20	37,0		20 Grm.	70 Grm.	150 Grm.
6	56′	70	39,0	7	28,5	38,5	47,0
7	11h 2′	150	47,0				
8	8′	70	38,0				
9	14′	20	20,0				

Diese Versuche ergeben theils schon direct (XXXIV, 3—7; XXXV, 5—9), theils mit Hinzuziehung der Controle für die Er-

müdung, dass mit der Stärke der Spannung die Wärmeentwicklung tetanisirter Muskeln, die sich zu verkürzen verhindert sind, steigt. Dass auch hier eine Grenze für dieses Verhalten eintritt (wie bei den analogen Versuchen mit Einzelzuckungen, vgl. § 23), ist aus später mitzutheilenden Versuchsergebnissen sehr wahrscheinlich.

Die Versuchsreihen über das in diesem Paragraphen besprochene Verhalten können immer nur kurz sein, weil die Verhinderung der Verkürzung eine sehr schnelle Ermüdung herbeiführt.

§ 32.

Vergleich der Wärmeentwicklung des mit einem bestimmten Gewichte belasteten und tetanisirten Muskels bei freier und bei verhinderter Verkürzung.

Wenn man einen belasteten Muskel vom Nerven aus tetanisirt und in einem ersten Falle sich frei contrahiren lässt, während in einem zweiten Falle die Verkürzung verhindert wird, so entwickelt der Muskel im zweiten Falle beträchtlich mehr Wärme, als im ersten Falle.

Ein ganz ähnliches Gesetz ergab sich bei den Versuchen mit einzelnen Zuckungen (s. § 24). Beim Tetanus sind die Wärmedifferenzen aber sehr viel bedeutender, als bei der Reizung durch einzelne Inductionsströme. In den folgenden Beispielen ist die Verhinderung der Verkürzung durch das Zeichen »0« in der Columne »Hubhöhe« angedeutet.

Versuch XXXVI (152). 19. März 1864.

Tetanus je 5 Secunden lang.

No.	Zeit	Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.	Temperaturerhöhung in Scalengr.	No.	Zeit	Gewicht in Grm.	Hubhöhen in Mm.	Temperaturerhöhung in Scalengr.
1	9h 42′	30 Grm.	13,3	42,5	6	10h 4′	30 Grm.	12,7	30,5
2	45′	,, ,,	0	87,0	7	8′	,, ,,	0	45,0
3	50′	,, ,,	13,0	33,5	8	21′	,, ,,	11,6	27,5
4	54′	,, ,,	0	79,0	9	25′	,, ,,	0	53,0
5	60′	,, ,,	12,5	32,0	10	32′	,, ,,	11,0	22,0

No.	Zeit	Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	No.	Zeit	Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.
11	10h 7′	30 Grm.	0	50,0	20	11h 22′	90 Grm.	0	18,0
12	42′	„ „	10,1	18,5	21	27′	„ „	3,1	10,0
13	47′	„ „	0	36,0	22	32′	„ „	0	14,0
14	52′	„ „	9,0	15,5	23	37′	„ „	2,1	8,5
15	57′	90 Grm.	9,0	25,5	24	42′	„ „	0	8,5
16	11h 2′	„ „	0	38,5	25	47′	„ „	1,0	6,5
17	7′	„ „	7,1	19,0	26	52′	„ „	0	5,5
18	12′	„ „	0	26,0	27	57′	„ „	0,7	3,5
19	17′	„ „	4,8	10,5					

Versuch XXXVII (157). 29. März 1864.

Tetanus je 2 Secunden. Die Ablesungen des Galvanometers machte Hr. Prof. VOLKMANN aus Halle.

No.	Zeit	Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.	No.	Zeit	Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.	Temperatur-erhöhung in Scalengr.
1	9h 50′	20	16,3	32,0	10	10h 59′	20	14,0	20,0
2	55′	„	0	58,0	11	11h 5′	„	0	35,0
3	10h 8′	„	15,1	31,0	12	10′	„	12,4	14,5
4	11′	120	14,9	43,0	13	15′	120	12,0	24,0
5	20′	„	0	48,0	14	20′	„	0	26,0
6	29′	„	14,8	35,0	15	25′	„	11,5	21,5
7	36′	300	12,6	47,0	16	30′	300	5,3	27,0
8	45′	„	0	36,0	17	35′	„	0	20,5
9	52′	„	11,3	38,0	18	40′	„	4,2	22,5

Wie man sieht, entwickelt der an der Verkürzung verhinderte Muskel mehr Wärme, als der sich frei contrahirende. Die Differenzen sind bei den kleinsten Belastungen am grössten. Bei sehr hohen Gewichten liegt der Wärmeüberschuss auf der Seite der ungehinderten Zusammenziehung (Beob. 7, 8, 9, — 16, 17, 18). Es wiederholen sich hier also genau dieselben Resultate, die sich bei den entsprechenden Versuchen mit Einzelzuckungen ergaben (vgl. § 24).

Bei weiterer Verfolgung der letzteren stellte sich heraus, dass die Steigerung der Wärmeentwicklung bei gehinderter Verkürzung einen doppelten Grund habe: Erstens treten bei Ver-

hinderung der Zusammenziehung alle in dem Muskel frei werdenden lebendigen Kräfte nur unter der Form von Wärme auf, bei freier Contraction unter der doppelten Form, als Wärme und als mechanische Arbeit. Zweitens steigt aber bei gehinderter Verkürzung auch die absolute Summe der in dem Muskel durch die Reizung ausgelösten lebendigen Kräfte. Denn wenn dem Muskel die Längenabnahme unmöglich gemacht wird, geräth derselbe während des Ablaufes der Thätigkeit in stärkere Spannung. Mit der Spannung aber, unter welcher der Muskel thätig ist, nimmt die während des activen Zustandes zur Verwerthung gelangende Summe von lebendigen Kräften zu (vgl. § 25).

Bisher hat sich der im Tetanus befindliche und der zuckende Muskel vollkommen gleich verhalten. Es lässt sich daher schon vermuthen, dass diese Analogie auch für den Einfluss der Spannung des Muskels auf die Umsetzung der Spannkräfte in lebendige Kräfte bei der Thätigkeit gelten werde. Immerhin musste der directe Versuch entscheiden, den ich, wie der folgende Paragraph lehrt, mit befriedigendem Resultate angestellt habe.

§ 33.

Versuche über den Einfluss der Spannung, in welcher sich der Muskel vor der Thätigkeit und während derselben befindet, auf die Wärmeentwicklung und die mechanische Leistung desselben.

Ich fasse in dem vorliegenden Paragraphen die Versuche an tetanisirten Muskeln zusammen, welche den in § 25 und 26 an zuckenden Muskeln angestellten Experimenten entsprechen. Es ist die Aufgabe, zu entscheiden, wie sich die Wärmeentwicklung und die Arbeitsleistung, gleiche Reizung vom Nerven aus vorausgesetzt, gestaltet,

1) Wenn die Spannung des Muskels vor der Thätigkeit immer dieselbe ist, aber während derselben durch verschiedene, als Ueberlastung angebrachte Gewichte verändert wird; (S. § 25).
2) Wenn die Spannung während der Thätigkeit constant ist, weil der Muskel immer dasselbe Gewicht hebt, während

sie vor der Thätigkeit durch Belastung mit verschiedenen Gewichten variirt wird (§ 26).

Leider lässt sich die Frage mit aller Schärfe nur für die Wärmeentwicklung beantworten, weil für die mechanische Leistung des tetanisirten Muskels das directe Maass fehlt. Allein der Vergleich der gehobenen Gewichte und der Hubhöhen lässt doch bei den verschiedenen Beobachtungen beurtheilen, ob die mechanische Leistung steigt oder fällt. Es wird das um so mehr möglich sein, als die Dauer des Tetanisirens so kurz gewählt ist, dass der bei weitem grössere Theil derselben auf die Periode der Verkürzung fällt, in welcher der Muskel messbare äussere Arbeit leistet, und nur ein sehr kleiner Theil auf die Periode des Verharrens im contrahirten Zustande, in welchem die mechanische Leistung nicht direct definirbar ist. Demnach wird die Arbeit nahezu proportional dem Producte aus Gewicht und Hubhöhe sein.

Versuch XXXVIII (158). 29. März 1864.

Tetanus je 2 Secunden.

No.	Zeit	Spannung durch Grm.	Gehobenes Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.	Temperatur-erhöhung in Scalengraden
1	9h 8′	20	20	16,1	29,5
2	14′	20	70	12,8	33,0
3	20′	20	150	9,9	38,5
4	28′	20	300	6,8	47,5
5	37′	20	500	2,9	59,5
6	43′	20	20	14,5	24,5
7	48′	20	90	11,7	26,0
8	54′	90	90	15,0	28,5
9	59′	90	300	9,0	40,5
10	10h 5′	300	300	12,5	42,0
11	10′	90	300	8,0	35,5
12	15′	90	90	13,0	17,0
13	20′	20	90	9,2	15,5
24	25′	20	20	12,0′	9,5

Versuch XXXIX (161). 12. April 1864.

Je 2 Secunden Tetanus.

No.	Zeit	Spannung durch Grm.	Gehobenes Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.	Temperatur-erhöhung in Scalengraden
1	10h 20′	20	20	14,0	24,5
2	25′	20	200	7,2	39,5
3	30′	200	200	14,2	42,0
4	35′	20	200	8,6	37,0
5	40′	200	200	14,0	41,0
6	45′	20	200	9,1	37,0
7	50′	200	200	14,5	40,05

Versuch XL (162). 13. April 1864.

Je eine Secunde Tetanus.

No.	Zeit	Spannung durch Grm.	Gehobenes Gewicht in Grm.	Hubhöhe in Mm.	Temperatur-erhöhung in Scalengraden
1	9h 47′	20	20	10,1	15,0
2	50′	20	20	10,1	14,5
3	53′	20	200	2,0	20,0
4	58′	200	200	7,9	21,5
5	10h 3′	20	200	2,0	22,0
6	8′	200	200	9,2	26,0
7	13′	20	200	2,1	22,0
8	18′	200	200	9,0	25,0
9	23′	20	200	2,1	21,0
10	28′	200	200	8,8	23,5
11	33′	20	200	1,8	18,5
12	38′	200	200	8,1	26,0
13	43′	20	200	2,1	20,0
14	48′	200	200	8,2	21,0
15	53′	20	200	1,8	18,0
16	58′	200	200	8,1	22,0
17	11h 3′	20	200	1,8	15,5
18	8′	200	200	7,8	20,0

Diese Versuchsbeispiele mögen genügen, um folgende Sätze zu erläutern:

1) Gleiche Reizung des Nerven durch tetanisirende Ströme und gleiche Spannung während der Ruhe vorausgesetzt, entwickelt der Muskel umsomehr lebendige Kräfte, je grösser die Spannung ist, in welche er während der Thätigkeit geräth. In Vers. XXXVIII. Beob. 1—7 ist der Muskel während der Ruhe

jedesmal mit 20 Grm. gespannt. Während der Thätigkeit geräth er in die den Ueberlastungsgewichten, welche in der vierten Columne verzeichnet sind, entsprechenden Spannungen. Mit diesen Gewichten steigt continuirlich die producirte Wärme. Die mechanische Leistung nimmt sicher bis zu dem Gewichte 300 Grm. zu. Denn bei der Kürze des Tetanus, welcher die Periode der fortschreitenden Verkürzung nur sehr wenig überdauert, ist die mechanische Leistung in den vier ersten Beobachtungen nahezu proportional dem Producte aus Gewicht und Hubhöhe, also nahezu proportional den Werthen resp. 322—896—1485— und 2040. Bis zu dem Gewichte von 300 Grm. steigt also die gesammte Summe der lebendigen Kräfte. Ob bei der weiteren Steigerung auf 500 Grm. ebenfalls noch eine Steigerung der gesammten Summe stattfindet, ist fraglich. Die Wärme nimmt zwar noch zu, aber die mechanische Leistung ab, sie ist nur proportional 1450. Möglicher Weise liegt hier also eine Spannungsgrenze, von welcher ab die Curve der lebendigen Kräfte wieder sinkt.

2) Aber auch die Spannung, in welcher sich der Muskel vor Beginn der Thätigkeit befindet, ist von Einfluss auf die Summe der frei werdenden lebendigen Kräfte. In Vers. XXXIX. Beob. 3—7. und Vers. XL. Beob. 3—18. hebt der Muskel jedesmal 200 Grm. Vor der Thätigkeit ist er abwechselnd mit 20 und mit 200 Grm. gespannt. Im letzteren Falle ist ohne Ausnahme sowohl die mechanische als die thermische Leistung des Muskels grösser als im ersteren Falle.

Die in § 25 und § 26 für einzelne Zuckungen aufgefundenen Sätze gelten also auch für den Muskeltetanus.

§ 34.

Zusammenfassung der bisher gefundenen Thatsachen und weitere Aufgaben.

Ich bin genöthigt, die Enthaltsamkeit, mit welcher ich mich bisher auf die Darlegung der gefundenen Thatsachen beschränkt und von allen allgemeineren Folgerungen fern gehalten habe, auch noch weiterhin zu üben. Doch wird es zweckmässig sein, vor dem Uebergange zu einem neuen Abschnitte der vorliegenden Untersuchung die bisher gewonnenen Ergebnisse in einige

kurze Sätze zusammenzufassen, die nur ein Ausdruck der direct ermittelten Thatsachen sein sollen.

Die Umsetzung von Spannkräften in lebendige Kräfte, welche während der Muskelthätigkeit zur Erscheinung kommen, hängt nicht bloss von der Grösse der Erregung des Bewegungsnerven ab; sie ist vielmehr auch bedingt durch die Zustände, in welchen sich der Muskel vor Beginn der Thätigkeit befindet und in welche der Muskel während des Ablaufes der Thätigkeit eintritt. Die Spannung des Muskels nämlich, sowohl vor als während der Thätigkeit, hat einen erheblichen Einfluss auf die Auslösung der lebendigen Kräfte. Bis zu einer gewissen Grenze hin steigt mit wachsender Spannung die Summe der zur Wirkung gelangenden lebendigen Kräfte; jenseits jener Grenze nimmt dieselbe wieder ab.

Unter diesen allgemeinen Gesichtspunct reihen sich folgende Erscheinungen ein, bei welchen eine immer gleiche Reizung des Nerven bei den correspondirenden Versuchen (durch Inductionsschläge, um einzelne Zuckungen zu erzeugen, oder durch die Ströme des Magnetelektromotors, um Tetanus herbeizuführen) vorausgesetzt wird.

1) Wenn man den Muskel mit steigenden Gewichten belastet, so steigt bis zu einer gewissen Grenze gleichzeitig die mechanische Leistung und die Wärmeentwicklung desselben; jenseits jener Grenze nehmen beide ab und zwar, sicher wenigstens bei Einzelzuckungen, die Wärmeentwicklung früher als die mechanische Leistung (§ 22, § 30).

2) Wenn unter denselben Verhältnissen (steigende Belastung) der Muskel sich zu verkürzen verhindert wird, so steigt, während die mechanische Arbeit ganz fortfällt, die Wärmeentwicklung des Muskels. Auch hier tritt eine Grenze ein, von welcher ab die durch die Thätigkeit bedingten Temperaturzuwächse sich verkleinern (§ 23, § 31).

3) Wenn bei ein und derselben Belastung der Muskel ein Mal sich frei contrahirt, ein zweites Mal an der Verkürzung verhindert wird, so entwickelt derselbe im letzteren Falle mehr Wärme als im ersteren Falle. Es beruht diese Erscheinung theils auf Umsetzung der im zweiten Falle ersparten Arbeit in

Wärme, theils auf Steigerung des Gesammtumsatzes an Spannkräften (§ 24, § 32. Zu vergleichen auch der Schluss des § 25). Bei sehr hohen Belastungsgewichten tritt das umgekehrte Verhalten ein.

4) Wenn der Muskel vor der Thätigkeit mit ein und demselben Gewichte gespannt wird, in Thätigkeit versetzt aber steigende Gewichte hebt, so nimmt mit der Grösse dieser (Ueberlastungs-) Gewichte die Wärmeentwicklung, und innerhalb gewisser Grenzen auch die mechanische Leistung zu (§ 25, § 33).

5) Wenn der Muskel umgekehrt vor der Thätigkeit durch wachsende Gewichte gespannt, bei derselben aber immer mit demselben Gewichte belastet wird, so steigt der mechanische wie der thermische Effect mit der Spannung des ruhenden Muskels (§ 26, § 32).

Diese aus den von dem Galvanometer und dem Myographion gelieferten Zahlen ohne Weiteres zu entnehmenden Thatsachen lassen den innern Vorgang bei der Muskelthätigkeit in einem, wenn ich nicht irre, ganz neuen Lichte erscheinen. Bevor ich aber daran gehe zu zeigen, welche Folgerungen in Bezug auf die Theorie der Muskelkräfte sich an die von mir gemachten Beobachtungen knüpfen, werde ich darthun, dass die chemischen Veränderungen des Muskels während seiner Thätigkeit den jedesmaligen physikalischen (mechanischen und thermischen) Leistungen des Muskels vollkommen entsprechen. Ich werde nachweisen, dass in der Muskelthätigkeit das grosse Princip von der Erhaltung der Kraft sich in den schärfsten Zügen bewahrheitet. Bedarf es freilich hierfür noch eines ausdrücklichen Beweises heutzutage, nachdem wir erkannt haben, dass jenes Princip als oberstes alle Vorgänge in der Natur beherrscht, nachdem durch J. R. Mayer und H. Helmholtz auch die Physiologie in jenem Gesetze der unendlichen Wohlthat theilhaftig geworden ist, die mit Recht als der bedeutendste Erwerb der Naturwissenschaften in unserm Jahrhundert gilt?



Achtes Capitel.

Der Stoffumsatz in den Muskeln als Quelle der bei der Thätigkeit frei werdenden lebendigen Kräfte.

§ 35.

Plan der Untersuchung.

Das Gesetz von der Erhaltung der Kraft verlangt, dass der Summe von lebendigen Kräften, welche bei der Muskelthätigkeit frei werden, eine äquivalente Summe von Spannkräften entspreche, welche als solche verloren gehen, um sich in jene umzusetzen. Diese Spannkräfte können nur dem oxydablen Materiale, welches der Muskel enthält, und dem Sauerstoffe, der zur Oxydation desselben benutzt wird, entstammen. Oxydation ist ja Umsatz von Spannkraft in lebendige Kraft.

Um einen strengen Beweis für die vom theoretischen Standpuncte aus nicht mehr anzweifelbare Gültigkeit des Gesetzes von der Erhaltung der Kraft bei der Muskelthätigkeit zu führen, müsste man einen sehr complicirten Weg betreten, ohne die Aussicht, die ausserordentlichen Schwierigkeiten, welche sich auf demselben aufthürmen, zu überwinden. Man müsste die gesammte Summe der bei der Thätigkeit frei werdenden lebendigen Kräfte quantitativ bestimmen und auf eine Einheit zurückführen. Man müsste ferner die Spannkräfte des in dem ruhenden Muskel vorhandenen oxydablen Materials (Kohlenhydrate, Fette, Albuminate und deren Abkömmlinge höherer Ordnung) messen. Man müsste endlich die Quantität aller bei der Thätigkeit entstehenden Umsetzungsproducte und der diesen noch verbliebenen Spannkraftsreste feststellen. Die Differenz der Spannkräfte dieser Oxydationsproducte und der Spannkräfte des Materials, aus dem sie entstanden, würde die für die Thätigkeit aufgewandte Spannkraftssumme repräsentiren. Erst jetzt würde die Kräftegleichung aufzustellen sein, deren eine Seite in der letzteren Summe, deren andere Seite in der Summe der lebendigen Kräfte gegeben ist. Würden wohl jemals beide Seiten wirklich einander gleich werden? So sicher die Theorie mit

»Ja« antworten darf, so sicher bei der heutigen Unvollkommenheit unserer Untersuchungsmethoden die Praxis mit »Nein«. Stellen wir uns also eine weniger glänzende Aufgabe, die aber mehr Aussicht auf die Lösung bietet.

Wenn sich nachweisen liesse, dass die Grösse des Stoffumsatzes bei der Muskelthätigkeit jedesmal steigt, wenn die bei der Thätigkeit frei werdenden lebendigen Kräfte wachsen, und dass der Stoffumsatz sinkt, wenn die lebendigen Kräfte abnehmen, so würde mit diesem Nachweise schon ein beträchtlicher Schritt zur Lösung unseres Problemes gethan sein.

Aber es ist noch eine weitere Beschränkung nothwendig. Der gesammte Stoffwechsel setzt sich aus einer grossen Zahl einzelner Glieder zusammen, die wahrscheinlich noch nicht einmal alle bekannt sind. Es ist vollständig unmöglich, an einem einzelnen Muskel, welcher das Object der Untersuchung auf die bei seiner Thätigkeit entwickelten lebendigen Kräfte bildet, alle Umsetzungsproducte zu bestimmen. Man muss sich auf die Untersuchung eines einzelnen derselben beschränken und dieses als ein dem Gesammtumsatze, wenn auch nicht direct proportionales, so doch im Allgemeinen entsprechendes Glied ansehn.

Ich habe an die Bestimmung der entwickelten Kohlensäure, an die des gebildeten Kreatins und Kreatinins und an die der producirten freien Säure gedacht.

Die Schwierigkeiten, welche der Benutzung der Kohlensäure als Maass des Stoffumsatzes für die in Aussicht genommenen Versuche entgegenstanden, wusste ich nicht zu überwinden. Ganz abgesehen davon, dass mein Versuchsobject, der Wadenmuskel, schwerlich für die quantitative Analyse hinreichende Mengen dieses Gases liefern dürfte, so muss zum Zwecke der Untersuchung der Muskel von vornherein in einen abgesperrten Raum gebracht werden, in welchem sich die von mir beabsichtigten Eingriffe (Spannung des Muskels in veränderlichem Grade, Hemmung und Freigebung der Verkürzung u. s. f.) nicht anbringen lassen.

Die Kreatin- und Kreatininbestimmung anlangend, so ist sie jedesmal eine complicirte chemische Operation von mehreren Tagen. Eine derartige Vervielfältigung der Versuche, wie sie

in meinen Wünschen lag, würde eine enorme Zeit in Anspruch genommen haben. Ausserdem würde ich auch hierbei zu grösseren Muskelmassen haben flüchten müssen, deren Benutzung mit Unzuträglichkeiten für mich verknüpft gewesen wäre.

Ich ging also an den Versuch, die von dem *gastrocnemius* bei seiner Thätigkeit entwickelte Säure zu bestimmen; freilich von vornherein nicht mit allzugrossen Hoffnungen; denn DU BOIS-REYMOND fand in dem blossen Nachweise der Säureentwicklung in dem Froschmuskel schon ziemliche Schwierigkeiten[1]). Diese lassen sich aber durch eine andere Methode der Nachweisung der Säurebildung überwinden. Wenn ich demnach mit Benutzung der Säurebildung in dem thätigen Muskel zu dem von mir gewünschten Ziele gelangt bin, so verdanke ich diesen Fortschritt der bahnbrechenden Entdeckung meines hochverehrten Lehrers und Freundes. Hier, wie so oft, hat er die Wege zu fruchtbaren Gefilden der Wissenschaft eröffnet.

Es wird also meine Aufgabe sein, in dem folgenden Abschnitte meiner Arbeit nachzuweisen

dass in dem thätigen Muskel der Stoffumsatz, repräsentirt durch die Säureentwicklung, steigt und fällt mit der Summe der zur Erscheinung gelangenden lebendigen Kräfte.

§ 36.

Methode der Untersuchung.

Das Princip der von mir angewandten Methode beruht auf der zuerst von WELKER für die Bestimmung der Blutmenge des Thierkörpers benutzten Colorimetrie. Alle neueren Autoren über diesen Gegenstand[2]) stimmen darin überein, dass die farbemessende Methode mit grosser Schärfe gestattet, die Menge von Blut, welche einem bekannten Wasservolumen beigemischt ist, nach der diesem Wasser ertheilten Farbe zu bestimmen. Ganz ähnlich gelingt es mit Genauigkeit, die Säuremenge,

1) vgl. Monatsberichte der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Sitzung vom 31. März 1859. S. 314—317.

2) BISCHOFF, ich selbst, neuerdings PANUM.

welche ein Wadenmuskel des Frosches enthält, nach der Farbenveränderung zu beurtheilen, welche dieselbe in einem gegebenen Volumen einer bestimmten blauen Lackmustinctur hervorruft.

Zunächst ist es erforderlich, über die Bereitung der zu benutzenden Lackmustinctur und ihr Verhalten gegen kleine Säuremengen das Nothwendige voraufzuschicken.

In destillirtem Wasser absterbend, werden die Muskeln von selbst sauer. Dagegen entwickeln nach du Bois-Reymond[1]) Muskeln, welche in gesättigten Kochsalzlösungen absterben, keine Säure. Da die zu untersuchenden Muskeln behufs Gewinnung ihrer Säure in der Lackmustinctur, auf deren Farbe sie wirken sollen, zerquetscht und ausgepresst werden müssen, durfte ich zur Bereitung der Lackmuslösung nicht reines Wasser benutzen. Ich wandte vielmehr eine gesättigte Chlornatrium-Lösung (reines Steinsalz) an. Mit derselben wird Lackmus ausgekocht. Die von dem Rückstande abfiltrirte Flüssigkeit wird in zwei Portionen getheilt, die eine derselben behufs der Neutralisirung der in dem rohen Lackmus stets im Ueberschusse vorhandenen Alkalien und Erden (namentlich Kalk) mit einer Säure, am besten Phosphorsäure so lange versetzt, bis sie eine rothe Färbung angenommen hat, und darauf von der zweiten Portion so viel zu der übersäuerten hinzugesetzt, bis die Mischung gerade wieder den blauen Farbenton angenommen hat. Man beurtheilt diesen Umschlag der rothen Farbe in die blaue am besten, wenn man während des allmählichen Zusatzes der alkalischen Flüssigkeit zu der sauren von Zeit zu Zeit eine Probe der Mischung in einem Reagensgläschen mit Wasser stark verdünnt. Hat man sich auf diese Weise eine Flüssigkeit hergestellt, welche nur eine Spur freien Alkalis enthält, so verdünnt man dieselbe mit concentrirter Kochsalzlösung so lange, bis sie, in Reagensgläschen mittlerer Dicke gegen einen weissen Grund betrachtet, etwa die Farbe eines dunkeln Vergissmeinnichtblau angenommen hat. Durch einige Proben findet man

1) a. a. O. S. 310.

bald die Farbennüance, welche auf die kleinsten Säuremengen am empfindlichsten reagirt.

Ich habe mich neben dem Lackmus noch eines zweiten sehr empfindlichen Reagens bedient, welches mein geehrter College Hr. Geh. Rath Löwig mir selbst zu bereiten die Güte hatte, nämlich einer Lösung von Phloridzein-Ammoniak in Wasser. Diese Lösung, welche nur eine Spur überschüssigen Ammoniaks enthielt, hat eine schön blaue Farbe, die sich bei Zusatz von Säuren in ganz ähnlicher Weise, nur mit etwas anderen Uebergangstönen, verändert, wie die Lackmuslösung. Das Phloridzein-Ammoniak hat vor dem Lackmus von vornherein den sehr grossen Vortheil, dass dasselbe eine chemisch reine Substanz darstellt, während Lackmus bekanntlich ein wechselndes Gemenge verschiedenartiger, zum grossen Theile kaum genauer untersuchter Substanzen bildet. Ich färbte mittelst des Phloridzein-Ammoniaks wiederum gesättigte Kochsalzlösung.

Ich bereitete nun zunächst mittelst der Normal-Lackmustinctur (so will ich die mit Lackmus passend gefärbte gesättigte Kochsalzlösung nennen) eine Farbenscala, um über die Feinheit des Reagens einen Aufschluss zu gewinnen. Zwölf gleichweite Reagensgläschen mittleren Durchmessers, jedes 8 Ccm. der Normaltinctur enthaltend, wurden auf einem sehr langen Reagensgestelle neben einander gestellt, und als Rückwand für dieselben ein Streifen weisses Papier an dem Gestelle mit Stechknöpfen befestigt. Zu dem ersten Gliede der Reihe wurde gar keine Säure gesetzt, zu den folgenden äusserst verdünnte Oxalsäure in gemessenen Voluminibus. Die Volumeneinheit, mittelst einer sehr feinen Pipette bestimmt, deren directe Theilung 0,02 Ccm. anzeigte, betrug 0,07 Ccm., in welchen 0,02646 Mgrm. Oxalsäure enthalten waren. Die Lösung der letzteren war durch Verdünnung einer Normal-Oxalsäure von 31,5 Grm. im Liter mit gemessenen Voluminibus Wasser hergestellt. Zu dem zweiten Gliede der Scala wurde nun eine jener Volumen-Einheiten, zu dem dritten Gliede zwei, zu dem vierten Gliede drei u. s. f. hinzugefügt, so dass sich jedes Glied von dem folgenden um 0,02646 Mgrm. Oxalsäure unterschied. Allerdings erhielt jedes folgende Glied mit der Oxalsäure auch etwas Wasser mehr, als das vorher-

gehende, ein Unterschied, der durch entsprechenden Zusatz von concentrirter Kochsalzlösung ausgeglichen werden kann.

Man betrachtet nun eine solche Scala entweder, indem man sie nahe dem Fenster, die Gläschen diesem zugekehrt, aufstellt, im auffallenden Lichte, oder indem man die Papierwand des Gestelles dicht an das Fenster hält, also die Gläschen diesem letzteren abwendet, im durchfallenden Licht. Auf beide Weisen zeigen die Glieder der Scala auffallende und leicht erkennbare Farbenunterschiede; zwischen den Farbentönen je zweier benachbarter Glieder sind noch Zwischentöne unterscheidbar. Man kann also mit vollkommner Sicherheit Differenzen des Säuregehaltes, entsprechend 0,02646 Mgrm. Oxalsäure, gelöst in 8 Ccm. Flüssigkeit, erkennen. Die ersten Glieder der Scala unterscheiden sich nur durch die Intensität des Blau. Diese Farbe wird heller, ohne dass sich rothe Töne beimischten. Die folgenden Glieder erhalten, bei gleichzeitiger weiterer Abnahme der Farbenintensität, einen rothen Stich, der allmählich über das sich mehr und mehr verringernde Blau den Sieg davon trägt, bis zuletzt jenes ganz unkenntlich wird. Der letzte Theil der Scalenglieder zeigt nur noch in der Intensität des Roth Unterschiede, welche mit zunehmendem Säuregehalte mehr und mehr steigt.

Ganz ähnlich fällt die Farbenfolge bei einer mit Phloridzein-Ammoniak auf dieselbe Weise bereiteten Farbenscala aus. Nur hat hier eine Anzahl der Mittelglieder derselben eine fast wasserhelle Farbe. Zwischen den blauen und den rothen Gliedern liegt eine Anzahl mehr indifferenter Glieder. Die Unterschiede in der Farbenempfindung, welche diese immerhin unter einander noch gut unterscheidbaren Glieder erregen, sind doch nicht so frappant, wie bei der Lackmus-Scala.

Ich dachte nun anfangs daran, mit Hülfe dieser Scala die in einem Frosch-Wadenmuskel entwickelte Säure geradezu in Oxalsäure-Aequivalenten auszudrücken. Ich brauchte den zerkleinerten Muskel nur mit einigen Cubikcentimetern der Normallackmustinctur auszupressen, das Volumen der Flüssigkeit auf acht Cubikcentimeter zu erhöhen, dieselbe in ein mit den Gläschen der Scala an Durchmesser übereinstimmendes Gläs-

chen zu bringen und dann in die Farbenscala einzureihen. Gesetzt, ein solcher Muskelauszug hätte die Farbe des sechsten Scalengliedes, so wäre damit bestimmt, dass derselbe eine Menge der in dem Muskel entwickelten Säure enthielte, welche die Normallackmuslösung ebenso stark röthet, wie 5 × 0,02646 Mgrm. = 0,13230 Mgrm. Oxalsäure. Eine derartige quantitative Bestimmung würde für meine Zwecke vollkommen ausreichend gewesen sein, da es mir lediglich auf die Unterschiede der unter verschiedenen Versuchsbedingungen von dem Wadenmuskel entwickelten Säuremengen ankam.

Allein es stellte sich bald als unmöglich heraus, wenigstens eine grössere Zahl derartiger quantitativer Bestimmungen zu machen. Denn erstens wird der Muskelauszug mitunter so trübe, dass dadurch eine Vergleichung der Farbe desselben mit den Scalengliedern unmöglich wird. Filtration aber ist nicht erlaubt, denn das Filtrirpapier hält, wie Kohle, einen Theil des Lackmuspigmentes zurück, schwedisches Filtrirpapier noch stärker als das gewöhnliche. Asbest bringt eine fast vollständige Entfärbung meiner allerdings nur wenig Pigment enthaltenden Lösung hervor. Doch dieser Uebelstand lässt sich ertragen. Denn wenn man den Muskel zunächst nur gröblich mit der Scheere zerkleinert und dann in einer kleinen Porcellanreibschale mit Hülfe des Pistills drei Mal hinter einander mit je 1½ Ccm. der Tinctur tüchtig auspresst, ohne die Stücke sehr zu zerreiben, so erhält man einerseits, Dank der starken Diffusion zwischen der concentrirten Salzlösung und dem Inhalte der Primitivbündel, alle Säure aus demselben, andrerseits nur selten eine solche Trübung der Flüssigkeit, dass der Vergleich mit der Scala gestört würde. Jedenfalls setzen sich die groben Flocken schnell ab. Die Reibschale muss übrigens mit noch etwa 1½ Ccm. der Tinctur nachgespült werden, um dem Verlust der an derselben und dem Pistille haftenden Säure zuvorzukommen. Sehr viel übler ist der Umstand, dass die Farbe der rothen Glieder der Scala nur wenige Stunden constant bleibt.

Ich komme hier zu einer bis dahin, wie es scheint, nicht beachteten Eigenthümlichkeit des Lackmuspigmentes. Wenn man eine sehr verdünnte blaue Lackmuslösung (gleichviel ob

das Menstruum destillirtes Wasser oder Kochsalzlösung ist) an der Luft stehen lässt oder mit Luft durchschüttelt, so ändert die Lösung ihre Farbe nicht merklich. Bei dem Schüttelversuche, den ich in einem Reagensgläschen anstellte, wurde ich anfangs dadurch beiirt, dass ich dasselbe mit dem Daumen schloss. Selbst an in socialem Sinne vollständig reinen Fingern haftet oft eine solche — freilich mit blossen Augen nicht sichtbare — Schweissmenge, dass die blaue Farbe der Flüssigkeit verändert wird. Diese Veränderung blieb aus, als ich das Reagensgläschen beim Schütteln auf andere Weise oder mit dem Finger nur nach vorgängigem gründlichem Abspülen mit destillirtem Wasser schloss. Anders verhält sich eine durch eine beliebige Säure (ich habe Oxalsäure, Schwefelsäure, Salpetersäure, Phosphorsäure benutzt) eben geröthete Lackmustinctur. Bei ruhigem Stehen in einem offenen Reagensgläschen sieht man nach einiger Zeit (1½—2 Stunden) die oberflächliche Schicht der Flüssigkeit ihre rothe Farbe verlieren und wieder blau werden. Die blaue Zone breitet sich mit der Zeit mehr und mehr nach unten hin aus. Schüttelt man die Flüssigkeit nur einige Male mit Luft durch, so schlägt die Farbe sehr schnell ins Violette oder Blaue um. Ich habe den Grund dieses merkwürdigen Verhaltens nicht auffinden können. Es liegt sehr nahe zu vermuthen, dass die Flüssigkeit aus der Luft Ammoniak absorbire. Allein folgender Versuch spricht dagegen. Wenn man blaue Lackmustinctur in zwei Theile theilt, den einen bis zur Röthung ansäuert und mit Luft schüttelt, so kehrt die Farbe zwar ins Blaue zurück, wird aber nie so dunkel, wie die Farbe der andern Hälfte. Fände bei dem mehrfach wiederholten Schütteln mit Luft immer erneute Aufnahme von Ammoniak statt, so müsste schliesslich die ursprüngliche Farbe der Flüssigkeit nach Aufnahme hinreichender Mengen des Alkali wiederhergestellt werden. Was aber das Sonderbarste ist: wenn man die durch Schütteln gebläute Flüssigkeit durch neuen Säurezusatz nochmals röthet, so kann man sie durch Schütteln wiederum bläuen und diesen Versuch oftmals hinter einander wiederholen. Ich habe mir vergeblich bei befreundeten Chemikern über die auffallender Weise bisher übersehene Erscheinung Rath erholt. Mir ist das Wahrschein-

lichste, dass dieselbe auf einem Oxydationsprocesse beruht, für dessen Zustandekommen die Anwesenheit von freier Säure Bedingung ist. Bekanntlich entsteht das Lackmuspigment aus einem farblosen Chromogen. Möglicher Weise ist nun in dem käuflichen Lakmus noch eine Quantität des letzteren vorhanden, das in der sauren Lösung durch Sauerstoffaufnahme zu Pigment wird und dadurch die Röthung rückgängig macht, die äusserst geringe Menge freier Säure in Beschlag nehmend.

Was auch der Grund der Bläuung sein mag, für mich erwuchs aus derselben die unerwünschte Folge, dass ich meine Scala nur wenige Stunden brauchen, also mittelst derselben nur wenige quantitative Bestimmungen machen konnte. Die häufige Erneuerung der Scala aber würde so zeitraubend gewesen sein, dass ich gezwungen war, die Methode fallen zu lassen. Trotzdem aber rathe ich einem Jeden, der die später zu beschreibenden Versuche wiederholen will, mit der Anfertigung einer Scala zu beginnen. Denn man muss die Folge von Farbentönen, welche in einer sehr verdünnten Lackmuslösung durch ganz allmähliche Ansäuerung entstehen, aus eigner Erfahrung kennen lernen, wenn man mit einer solchen Lösung experimentiren will. —

Eine Phloridzeinscala ist zwar constanter; doch im Verlaufe von 24 Stunden ändern auch hier die sauren Glieder ihre Farbe, indem sich gleichzeitig ein Theil des Pigmentes ausscheidet. —

Statt mich an eine permanente Scala zu wenden, habe ich im weiteren Verlaufe meiner Versuche die Differenzen der Säuremengen, welche die beiden Wadenmuskeln desselben Frosches unter verschiedenen Versuchsbedingungen bilden, in folgender Weise ermittelt. Jeder Muskel wurde nach gröblicher Zerkleinerung wiederholt auf die oben beschriebene Weise mit der blauen Normallackmustinctur sorgfältig ausgepresst; die gesammte verwandte Flüssigkeitsmenge betrug 6 Ccm. Die beiden Muskelauszüge wurden dann in zwei gleichweite Reagensgläschen gethan, und zwar sammt den zugehörigen Muskelfetzen, die sich schnell zu Boden senken. Dann konnte man zunächst leicht entscheiden, welcher Muskelauszug stärker von der Farbe der Urtinctur abwich, sei es, dass nur die Intensität des Blau

geschwächt, sei es, dass die Farbe in's Blau-Rothe oder ganz in's Rothe übergegangen war. Ich habe diese Untersuchung niemals allein gemacht, sondern über die Farbe stets mehrere andere Personen entscheiden lassen. Ist der Unterschied gering, so thut man gut, die Vergleichung sowohl im auffallenden, als im durchfallenden Lichte vornehmen zu lassen. Oft genügte es mir zu wissen, welcher Muskel mehr Säure gebildet habe. Kam es mir auf schärfere Bestimmung an, so setzte ich zu dem Muskelauszuge, dessen Farbe der der Urtinctur näher stand, so lange aus einer sehr fein getheilten Pipette (0,02 Ccm. directe Ablesung) äusserst verdünnte titrirte Oxalsäure oder Phosphorsäure zu, bis die Farbe der des andern Muskelauszuges gleichkam, wobei der Flüssigkeitszusatz zu dem ersteren durch einen gleichgrossen Zusatz ungefärbter Kochsalzlösung zu dem letzteren ausgeglichen werden muss. Ich lernte auf diese Weise die Oxalsäuremenge kennen, welche dieselbe Färbekraft besass, wie der Säureüberschuss des zweiten Muskelauszuges. Wäre die Natur der Muskelsäure genau bekannt, so könnte man durch Vergleich der Färbekraft derselben mit der der Oxalsäure auch die Menge der ersteren bestimmen. Da aber dieses Mittelglied in unsern Kenntnissen noch fehlt, habe ich die quantitativen Bestimmungen dieser Art nicht zu weit ausgedehnt, sondern es sehr oft dabei bewenden lassen, mittelst der colorimetrischen Methode nur über das Mehr oder Weniger der entwickelten Muskelsäure zu entscheiden, was mit ausserordentlicher Schärfe möglich ist.

§ 37.

Verhalten ruhender und thätiger Muskeln gegen die Normal-Lackmustinctur im Allgemeinen.

In dem vorliegenden Paragraphen habe ich den bekannten Untersuchungen du Bois's über die chemische Reaction ruhender und thätiger Muskeln nicht sowohl Neues hinzuzufügen, als nur anzugeben, wie die von jenem Forscher entdeckten Thatsachen sich äussern, wenn man statt des Lackmuspapieres eine Lackmuslösung anwendet.

Nach den Angaben von du Bois bläut der Querschnitt eines frischen Muskels das rothe Lackmuspapier; er röthet das blaue Papier. Die Muskelsubstanz kann also im gewöhnlichen chemischen Sinne weder sauer, noch alkalisch genannt werden. Aber auch die Bezeichnung neutral ist nicht ganz zutreffend, denn die im gewöhnlichen Sinne als neutral benannten Stoffe (destillirtes Wasser, Kochsalzlösung u. s. f.) verändern die Farbe des Lackmuspigmentes gar nicht. Da ich im Folgenden den Ausdruck »neutral« im gewöhnlichen Sinne nicht entbehren kann, werde ich das doppelsinnige Verhalten des Muskels mit dem Ausdrucke der »amphichromatischen« Reaction bezeichnen, im Gegensatze zu dem »monochromatischen« Verhalten wirklicher Säuren und Alkalien.

Mittelst der Lackmustinctur lassen sich die Versuche du Bois's sehr leicht wiederholen. Man bereite aus dem einen Wadenmuskel eines Frosches einen Auszug mit 6 Ccm. der blauen Tinctur, aus dem andern einen Auszug mit demselben Volumen einer durch geringen Säurezusatz eben gerötheten Tinctur. Der erstere Auszug ändert seine Farbe, verglichen mit den Gliedern der Scala, im Sinne eines Hinaufrückens, der letztere Auszug im Sinne eines Hinabrückens [1]). Die Farbenänderung der rothen Tinctur ist mir immer stärker ausgeprägt erschienen, als die der blauen Flüssigkeit, so dass du Bois vollkommen Recht hat, wenn er angiebt, die Reaction des ruhenden Muskels neige mehr zum Alkalischen hin.

Sehr auffallend war mir in der ersten Zeit meiner Versuche, bevor ich mir systematisch eine Scala angelegt hatte, dass der Muskelauszug häufig den Eindruck machte, als sei er weniger pigmentreich, also weniger gesättigt als die ursprüngliche Flüssigkeit. Daran kann nur einen kleinen Theil der Schuld tragen, dass die Flüssigkeit durch das im Muskelgewebe enthaltene Wasser

1) Es ist wohl nicht misszudeuten, dass ich unter »Hinaufrücken« verstehe, dass die Farbe der ursprünglichen Tinctur, welche in dem ersten Gliede der Scala repräsentirt ist, übergeht in die Farbe eines der folgenden Glieder, also sich ändert wie bei Zusatz geringer Säuremengen; unter »Hinabrücken« in der Scala dagegen die entgegengesetzte Aenderung, die ein rothes Glied derselben bei geringem Alkalizusatz erfährt.

ein wenig verdünnt wird. Es muss zwar Muskelwasser in die gesättigte Kochsalzlösung übergehen. Allein der ganze Wadenmuskel hat nur ein Volumen von etwa 0,47 Ccm. Der bei weitem grösste Theil des Wassers bleibt dem Gewebe erhalten, so dass die Verdünnung der Farbstofflösung, wie ein vergleichender Versuch lehrt, das in die Augen fallende Hellerwerden nicht erklärt. Dass das Muskelgewebe nicht etwa, wie Filtrirpapier, einen Theil des Lackmuspigmentes unlöslich niederschlägt, davon habe ich mich durch wiederholte mikroskopische Untersuchung entschieden überzeugt. Ein fernerer naheliegender Gedanke knüpfte sich an die Eigenschaft mancher organischer Substanzen, das Lackmuspigment zu reduciren und dadurch zu entfärben (wie das z. B. Hefe in gährender Zuckerlösung, die durch Lackmus gefärbt ist, thut). Um zu ermitteln, ob die Muskelsubstanz etwa stark reducirende Eigenschaften besitze, wandte ich eine Lösung des so sehr leicht reducirbaren indigschwefelsauren Kali's an. Die Farbe derselben ändert sich, wenn man in einigen Cubikcentimetern ein frisches Muskelstück zerquetscht, nur wenn dieses sehr bluthaltig ist. Das schöne Blau geht durch Beimengung des rothen Blutpigmentes in ein gelbliches Grün über. Blutarme oder blutleere Muskeln ändern die blaue Farbe nicht merklich, so lange sie frisch sind, wogegen bei beginnender Fäulniss derselben eine vollständige Reduction stattfindet. Danach war es nicht anzunehmen, dass das viel schwerer reducirbare Lackmuspigment durch frische Muskelsubstanz in farbloses Chromogen verwandelt werde. Ich kam über alle diese Bedenken mit Anlegung der Farbenscala hinweg, an der sich zeigte, dass die mittleren Glieder in der That sehr viel weniger gesättigt erscheinen als die Endglieder. Die scheinbare Verarmung der Tinctur an Pigment durch die Muskelsubstanz rührt also nur davon her, dass die rothe wie die blaue Tinctur nach der Beimengung der Parenchymflüssigkeit des Muskels von den Enden der Scala der Mitte derselben näher gerückt wird.

Was nun die Aenderung der amphichromatischen Reaction der Muskeln durch die Thätigkeit betrifft, so richtet sich die Art derselben nach dem Grade der Anstrengung. Es gilt als allgemeines Gesetz, dass der thätige Muskel die Farbe der blauen

Tinctur in der Scala weiter hinaufrückt (vom blauen nach dem rothen Ende hin) als der unthätige Muskel; und dem entsprechend der erstere die Farbe der rothen Tinctur weniger stark hinabrückt (nach der blauen Seite der Scala hin) als der letztere. Erst nach sehr beträchtlicher Anstrengung wird die Reaction des Muskels monochromatisch: er röthet die blaue Tinctur, ohne die rothe zu entröthen oder zu bläuen.

Wie man sieht, gestattet die Anwendung der Tinctur innerhalb der Zone des amphichromatischen Verhaltens die Unterscheidung einer Reihe von Abstufungen. Als Zwischenzustand zwischen der monochromatisch blauen (alkalischen) und der monochromatisch rothen (sauren) Reaction enthält die Zone der amphichromatischen Reaction des Muskels eine Reihe unterscheidbarer Glieder, deren unterstes sich an den alkalischen Zustand (Bläuung des rothen Pigmentes), deren oberstes sich an den sauren Zustand (Röthung des blauen Pigmentes) anschliesst. Wenn der Muskel in Thätigkeit versetzt wird, durchläuft er allmählich die ganze Stufenfolge dieser Glieder: die Wirkung auf das blaue Pigment wird immer stärker, die Wirkung auf das rothe immer schwächer, bis endlich diese letztere ganz aufhört: der Muskel ist im gewöhnlichen Sinne sauer geworden.

Will man sich von dem angegebenen Verhalten schnell und sicher überzeugen, so rathe ich zu folgenden Versuchen, die übrigens sehr vielfacher Modificationen fähig sind.

1) Man vergifte zwei gleichgrosse Frösche nach einseitiger Durchschneidung des *ischiadicus* mit Strychnin in so kleiner Dosis, dass die Starrkrämpfe lange anhalten. Aus den beiden Wadenmuskeln des einen werden zwei zu vergleichende Auszüge mit blauer Tinctur gemacht. Der thätige Wadenmuskel röthet die blaue Tinctur stark, der unthätige verändert die Farbe sehr viel weniger. Die Wadenmuskeln des andern Thieres werden mit einer leicht gerötheten Tinctur ausgezogen. Die stärkere Wirkung auf die Farbe hat diesmal der unthätige Muskel, welcher — vorausgesetzt dass der Säureüberschuss der Tinctur eben nur ausreicht, ihr eine rothe Färbung zu ertheilen — die Flüssigkeit bläut, während der thätige Muskel nur die Intensität des Roth mehr oder weniger verringert.

2) Zwei Wadenmuskelpräparate desselben Frosches mit daran hängenden Nerven werden gleichzeitig hergerichtet, das eine in der feuchten Kammer sich selbst überlassen, das andre ebenda aufgehängt, mit 100—150 Grm. belastet und durch Inductionsschläge, welche das MÄLZEL'sche Metronom auslöst, vom Nerven aus gereizt. Schon nach hundert Zuckungen ist die Verschiedenheit der Wirkung beider Muskeln auf die Farbe namentlich der blauen, aber auch der rothen Tinctur sehr stark ausgeprägt.

Beide Versuche eignen sich ihrer Einfachheit und Sicherheit wegen ausserordentlich zu Vorlesungsversuchen.

Ich habe bei der letzteren Versuchsmethode mehrmals die Verschiedenheit der Wirkung auf die blaue Tinctur mit Hülfe der im vorigen Paragraphen beschriebenen zwölfgliedrigen Scala, deren einzelne Glieder sich durch einen Oxalsäuregehalt von 0,02646 Mgrm. unterschieden, quantitativ bestimmt. In einem Falle lag die Farbe des mit 8 Ccm. der blauen Normaltinctur bereiteten Auszuges des ruhenden Muskels zwischen dem Gliede 5 und dem Gliede 6 der Scala. Der thätige Muskel hatte zuerst 70 Grm. gehoben, und zwar im Ganzen 90mal. Die einzelnen Hubhöhen waren aufgezeichnet und gemessen, die gesammte Arbeit betrug 1494,15 Centimeter-Gramm. Darauf hatte derselbe Muskel noch 90 Grm. 90mal gehoben und dabei eine Arbeit von 855,0 Ctm.-Grm. geleistet. Die Arbeitssumme betrug also 2349,15 Ctm.-Grm. Die Farbe des Muskelauszuges lag zwischen dem Gliede 7 und 8 der Scala. Die Auszüge der beiden Muskeln unterschieden sich also in ihrer Farbe um 2 Scalenglieder. Bei der Arbeitsleistung von 2349,15 Ctm.-Grm. war mithin eine Säuremenge entwickelt worden, welche dieselbe Färbekraft besass, wie 0,05292 Mgrm. Oxalsäure.

Der zarteste Versuch in diesem Bereich ist folgender: Einem Frosche wird der *ischiadicus* einer Seite durchschnitten und nach einigen Tagen zwei Auszüge der beiden Wadenmuskeln mit blauer Normaltinctur bereitet. Fast constant verändert der Wadenmuskel der gesunden Seite die Farbe ein wenig stärker als der einige Tage unthätige Wadenmuskel der andern Seite. Man kann also schon die durch die physiologische Thätigkeit

herbeigeführte Aenderung der Muskelreaction mit Hülfe der Lackmuslösung entdecken. Ich glaube wenigstens nicht, dass der Unterschied der Färbung nur davon herrührt, dass der gelähmte Muskel der blutreichere zu sein pflegt. Denn sonst hätte sich durch Zusatz sehr kleiner Blutmengen zu dem Auszuge des normalen Muskels der Farbenunterschied ausgleichen müssen, was, so weit ich bemerken konnte, nicht der Fall war.

Die amphichromatische Reaction des frischen Muskels ist, wie heutzutage die Theorie der Lackmusreaction steht, vom chemischen Standpuncte aus nicht zu deuten. Jedenfalls habe ich mich davon überzeugt, dass sie nicht auf einer etwaigen besonderen Eigenthümlichkeit des Lackmuspigmentes beruht. Denn auch auf blaue und rothe Phloridzeintinctur wirkt der Muskel in demselben Sinne wie auf die entsprechenden Lackmuslösungen. Ich stehe von der Aufstellung hypothetischer Erklärungen des amphichromatischen Verhaltens wohl am besten ab, obschon sich unschwer einige Vermuthungen äussern liessen.

Die Versuche dieses und des folgenden Paragraphen waren im vollen Gange, als das Buch von W. Kühne »Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität« erschien. In demselben wird mitgetheilt (pag. 11), dass die saure Reaction der Muskeln in zehnprocentigen Kochsalzlösungen schwinden solle. Ich hatte die obigen Experimente bis dahin nur mit ganz gesättigter und zur Controle einige Male mit einprocentiger Kochsalzlösung angestellt, ohne eine wesentliche Verschiedenheit in dem relativen Verhalten der frisch bereiteten Auszüge zu bemerken. Kühne's Angabe legte es mir nahe, auch eine blaue Lackmuslösung mit 10% Kochsalzgehalt zu bereiten. Auch diese liess die Differenz der Reaction des ruhenden und thätigen Muskels bei den obigen Versuchen 1) und 2) in gewohnter Weise erkennen. Ich bin ausser Stande, den vielleicht nur scheinbaren Widerspruch zwischen Kühne's und meinen Beobachtungen zu lösen.

Bei den nunmehr im folgenden Paragraphen mitzutheilenden Versuchen habe ich stets dieselbe blaue Normal-Lackmuslösung benutzt, ohne immer gleichzeitig entsprechende Versuche mit gerötheter Tinctur anzustellen, die ja doch nur zu Resultaten von demselben Sinne geführt haben würden.

§ 38.

Die Säurebildung im thätigen Muskel steigt und fällt mit der Summe von lebendigen Kräften, welche bei der Thätigkeit zur Erscheinung gelangen.

Wir haben im sechsten und siebenten Capitel gesehen, dass bei gleicher Reizung des motorischen Nerven im Muskel unter verschiedenen Umständen sehr verschiedene Summen von lebendigen Kräften ausgelöst werden. Die Summe derselben war Function der Spannung, in welcher sich der Muskel vor der Thätigkeit befand und in welche er während der Thätigkeit gerieth (Vgl. § 34).

Die Säurebildung als Ausdruck für den Stoffumsatz im Allgemeinen ansehend, kann man nun mittelst der colorimetrischen Methode nachweisen, dass die Intensität des Umsetzungsprocesses im Muskel sich stets in demselben Sinne ändert, in welchem die Summe der lebendigen Kräfte (mechanische plus thermische Leistung) verändert wird. Es würde ermüdend sein, wollte ich mich bei dieser chemischen Untersuchung auf die Aufzählung eines so tief eingehenden Details aus meinen recht weit ausgedehnten Versuchsreihen einlassen, wie bei der im sechsten und siebenten Capitel mitgetheilten physikalischen Untersuchung. Gleichwohl werde ich nicht umhin können, wenigstens eine gewisse Zahl von Versuchsweisen, welche die Richtigkeit der oben ausgesprochenen Behauptung darlegen, in thunlichster Kürze zu besprechen.

I. Um zunächst in recht schlagender Weise die Thatsache zu erhärten, dass gleiche Reizung des Nerven verschiedenen Stoffumsatz bewirkt, je nachdem der Muskel sich im Zustande grösserer oder geringerer Spannung befindet, stelle man folgenden Versuch an. Beide *gastrocnemii* desselben Frosches werden mit den Nerven präparirt und in der feuchten Kammer dicht neben einander aufgehängt, der eine ganz unbetastet, der andre mit 100 Grm. belastet. Die Nerven werden, einander in möglichster Ausdehnung berührend, so über zwei als Elektroden dienende Zinkdräthe gebrückt, dass anatomisch correspondirende Stellen derselben von den Strömen durchflossen werden. Sodann werden die Nerven hundert bis hundert und zwanzig

Mal durch Schliessungsinductionsschläge von solcher Stärke gereizt, dass der belastete Muskel beim Beginne des Versuches Maximalzuckungen macht. Bereitet man nun aus beiden Muskeln Auszüge in der bekannten Weise mit blauer Lackmustinctur, so wird man finden, dass der unbelastete Muskel die Farbe der Tinctur nur wenig mehr verändert, als ein ruhender Muskel, der belastete Muskel dagegen sehr erheblich röthet. Die Reizung der Nerven ist hier bei der Anordnung des Versuches absolut gleich, die Wirkung derselben auf den Stoffumsatz des Muskels aber beträchtlich verschieden.

Ich habe diesem sehr reinlichen Versuche auch folgende Form gegeben. Ein Frosch wird auf einem horizontal liegenden Brettchen fixirt, beide Achillessehnen durch einen kleinen Hautschnitt an der Ferse freigelegt und getrennt, in die eine ein Häkchen eingestossen, von welchem ein Faden über eine Rolle zu einem Gewichte von 150 Grm. führt, mittelst dessen also der eine Wadenmuskel gespannt wird, während der andere Wadenmuskel vollkommen entspannt ist. Der Frosch wird sodann mit Strychnin vergiftet und eine Zeit lang seinen Krämpfen überlassen. Bei der Untersuchung findet man dann zwischen dem gespannten und dem entspannten Muskel, die sich doch übrigens beide unter ganz gleichen Verhältnissen befinden, denselben Unterschied wie bei dem ersten Versuche. Ja man braucht bei diesem Versuche gar nicht eine so grosse Spannungsdifferenz herzustellen, um noch einen Unterschied in der entwickelten Säuremenge erkennen zu können. In wiederholten Fällen trat derselbe unverkennbar auf, als ich die eine Achillessehne trennte und dadurch die natürliche Spannung des Wadenmuskels aufhob, während der andere Wadenmuskel in seinen natürlichen Verhältnissen blieb.

In der ersten Form habe ich den Versuch benutzt, um einige quantitative Bestimmungen zu machen. In einem Versuchsbeispiele wurde der eine *gastrocnemius* (*a*) gar nicht, der andere (*b*) mit 150 Grm. belastet und die Nerven beider auf die oben beschriebene Weise so lange gereizt, bis der belastete Muskel nur noch Hubhöhen von 1 Mm. machte. Aus beiden Muskeln wurden mit 6 Ccm. blauer Tinctur Auszüge bereitet.

Sodann wurden 6 Ccm. der Normaltinctur so lange mit einer (titrirten Lösung von) Oxalsäure versetzt, bis die Farbe gleich der des Muskelauszuges *a* geworden; einem zweiten gleichen Volumen Normallösung wurde durch Oxalsäurezusatz die Farbe des Muskelauszuges *b* ertheilt. Die titrirte Lösung enthielt im Cubikcentimeter 0,0315 Mgrm. Oxalsäure. Für die erste Probe der Normallösung wurden 0,35 Ccm., für die zweite 0,6 Ccm. verbraucht. Der Unterschied des Säuregehaltes beider Muskeln entsprach mithin 0,25 Ccm. der titrirten Lösung, also 0,007875 Mgrm. Oxalsäure.

Als ich ganz denselben Versuch mit der Modification anstellte, dass der eine Muskel mit 60 Grm., der andere mit 150 Grm. belastet wurde, betrug die zur Ausgleichung der Farbe beider Muskelauszüge nothwendige Menge der Oxalsäurelösung nur 0,15 Ccm. = 0,004725 Mgrm. Oxals. Der geringeren Differenz der Spannungen beider Muskeln entsprach also auch eine geringere Differenz der entwickelten Säurequantitäten.

II. Es ist gezeigt worden, dass bei gleicher Reizung vom Nerven aus der mit steigenden Gewichten belastete Muskel bis zu einer gewissen Grenze hin wachsende Summen lebendiger Kräfte (Wärme + Arbeit) entwickelt, dass aber jenseits dieser Belastungsgrenze die Summe der freiwerdenden lebendigen Kräfte wieder sinkt.

Die Curve der Säurebildung, auf die Abscisse der Belastungen bezogen gedacht, nimmt denselben Verlauf, wie die Curve der lebendigen Kräfte. Folgende Versuche erläutern dieses Verhalten.

1) Der sub I. beschriebene Versuch wurde an drei Wadenmuskelpaaren angestellt, die möglichst gleichgrossen und frisch eingefangenen Fröschen entnommen waren. Die Muskeln des Paares *A* wurden mit 0 Grm. und 100 Grm., die des Paares *B* mit 100 Grm. und 200 Grm., die des Paares *C* mit 200 Grm. und 300 Grm. belastet. Jedes Paar machte 100 durch Inductionsschläge vom Nerven aus erregte Zuckungen, wobei in der oben geschilderten Weise für gleich starke Erregung der Nerven jedes Paares gesorgt wurde. Die Auszüge der beiden *A*-Muskeln zeigten eine sehr grosse Differenz der Farbe; der Auszug des mit 100 Grm.

belasteten Muskels war viel intensiver geröthet als der des unbelasteten. Die Farbendifferenz der Auszüge der *B*-Muskeln war noch sehr deutlich, aber viel geringer, als der Farbenunterschied beim ersten Paare. Auch hier entsprach die stärkere Röthung dem schwerer belasteten Muskel. Der Unterschied der Auszüge des dritten Paares war am geringsten und diesmal lag die stärkere Röthung auf Seiten der leichteren Belastung von 200 Grm.

2) Derselbe Versuch an drei Muskelpaaren. *A* belastet mit 0 und 50 Grm., *B* mit 100 und 200 Grm., *C* mit 300 und 400 Grm. Jedes Paar machte 120 Zuckungen. Nachdem die sechs Muskelauszüge bereitet waren, stellte ich die dieselben enthaltenden Reagensgläschen bunt durcheinander auf und liess drei Beobachter, jeden für sich, dieselben so ordnen, dass in der Reihenfolge der am meisten blaue Auszug an den Anfang, der am meisten rothe an das Ende gestellt wurde. Die Resultate dieser Anordnung sind in der folgenden Tabelle enthalten, in welcher der Buchstabe das Muskelpaar, die dabeigesetzte Zahl die Belastung bedeutet, also z. B. *C*400 den mit 400 Grm. belasteten Muskel des Paares *C* bezeichnet.

Es ordneten die Beobachter:	F. H.	Dr. K.	Dr. W.
Am meisten blau:	A_0	A_0	A_0
	C_{400}	C_{400}	C_{300}
	C_{300}	C_{300}	C_{400}
	A_{50}	A_{50}	A_{50}
	B_{100}	B_{100}	B_{100}
Am meisten roth:	B_{200}	B_{200}	B_{200}

3) Derselbe Versuch an fünf Muskelpaaren mit folgenden Belastungen: *A* 0 Grm. und 100 Grm., *B* 100 Grm. und 200 Grm. *C* 200 Grm. und 300 Grm., *D* 300 Grm. und 400 Grm., *E* ebenfalls 300 Grm. und 400 Grm. Jedes Paar machte 120 Zuckungen. Die durcheinander gestellten Auszüge wurden geordnet

von den Beobachtern:	F. H.	Stud. Ch.	J. K.	Dr. H.
Am meisten blau:	A_0	A_0	A_0	A_0
	A_{100}	B_{100}	B_{100}	B_{100}
	B_{100}	A_{100}	A_{100}	A_{100}
	D_{300}	D_{300}	D_{300}	D_{300}
	D_{400}	D_{400}	D_{400}	D_{400}

	F. H.	Stud. Ch.	J. K.	Dr. H.
	E_{400}	E_{400}	E_{400}	E_{400}
	E_{300}	E_{300}	E_{300}	C_{300}
	C_{300}	C_{300}	C_{300}	E_{300}
	C_{200}	C_{200}	B_{200}	C_{200}
Am meisten roth:	B_{200}	B_{200}	C_{200}	B_{200}

Wie man sieht, stimmen alle Beobachter darin überein, dass bei 200 Grm. Belastung das Maximum der Säurebildung lag; Differenzen kamen nur insofern vor, als J. K. das Gläschen *C* 200 für röther hielt als *B* 200, die Uebrigen diese beiden Gläschen umgekehrt ordneten. Alle sind darin einig, dass 300 Grm. und 400 Grm. weniger Säure erzeugen, wie 200 Grm. Bei dem letzteren Gewichte erreicht also die Curve der Säurebildung ihren Gipfel. Dass bei dem Paare *D* die Belastung von 400 Grm. mehr Säure entwickelte, áls die Belastung von 300 Grm., mag in individuellen Verhältnissen dieser überhaupt sehr schwach röthenden Muskeln gelegen haben. Ueberhaupt variirt selbstverständlich die Belastung, welcher das Maximum der Säurebildung entspricht, gerade so wie das Gewicht, bei welchem die Wärmeproduction ihr Maximum erreicht. Ich habe Fälle verzeichnet, in denen das Maximum der Säurebildung erst auf 300 Grm. fiel.

Ganz entsprechende Beobachtungen habe ich an tetanisirten Muskeln angestellt. Die Muskeln wurden vom Nerven aus bei ganz ähnlicher Versuchsanordnung wie oben in Pausen von je einer halben bis einer Minute jedesmal 2 Secunden lang durch die Ströme des Magnetelektromotors gereizt, bis zur Erschöpfung des schwerer belasteten Muskels. Das Maximum der Röthung lag bei diesen Experimenten bald bei 300 Grm., bald bei 400 Grm. Belastung.

Es kann, glaube ich, nach diesen, natürlich vervielfältigten, Versuchen der analoge Verlauf der Curve des Stoffumsatzes und der Curve der lebendigen Kräfte nicht bezweifelt werden.

III. Wenn der Muskel, mit einem bestimmten Gewichte belastet, in zwei Vergleichsversuchen bei gleicher Reizung vom Nerven aus, sich in dem einen Falle frei contrahirt, in dem zweiten Falle an der Verkürzung verhindert wird, so entwickelt derselbe in diesem letzteren Falle mehr Wärme als in dem er-

steren. Dieser Wärmeüberschuss hat seinen Grund nicht bloss darin, dass die Arbeit in dem zweiten Falle gleich Null wird, also die gesammte Summe der lebendigen Kräfte als Wärme auftritt, sondern auch — man vergleiche den Schluss der Paragraphen 24 und 25 — darin, dass bei der Verhinderung der Contraction der Muskel während der Thätigkeit in stärkere Spannung geräth, und diese stärkere Spannung den Gesammtumsatz von Spannkräften in lebendige Kräfte steigert. Bei sehr hohen Belastungen entwickelte der Muskel bei Verhinderung der Verkürzung weniger Wärme, als bei freier Contraction.

Diese Schlüsse, welche in Bezug auf den Vorgang der Verwandlung von Spannkräften in lebendige Kräfte aus rein physikalischen Beobachtungen abgeleitet wurden, bestätigen sich vollkommen durch die Untersuchung des Stoffumsatzes.

Es ist sehr leicht zu constatiren, dass bei geringer Belastung die Hemmung der Verkürzung steigernd auf die Säureentwicklung wirkt. Zwei Wadenmuskeln desselben Frosches werden jeder mit 20 Grm. belastet, und gleichzeitig von dem Nerven aus durch Inductionsschläge auf die früher beschriebene Weise gereizt. Die Verkürzung des einen wird durch Fixirung beider Enden verhindert, wobei man darauf zu achten hat, dass die Spannung dieses Muskels sich nicht im Verlaufe des Versuches ändert. Wenn ich auf diese Weise beide Muskeln 200 Mal gereizt hatte und dann mit der blauen Tinctur Auszüge derselben bereitete, fiel die Röthung durch den Muskel, dessen Verkürzung gehemmt worden war, sehr viel stärker aus als die Röthung durch den andern Muskel. Ganz dasselbe wurde beobachtet, wenn die Muskeln vom Nerven aus tetanisirt wurden; ich schickte die Ströme des Magnetelektromotors in der Regel 2 Secunden lang durch den *ischiadicus* und wiederholte dies in Pausen von $1/4$ oder besser $1/2$ Minute 13 bis 20 Mal.

Je schwerer man nun bei diesen Versuchen die belastenden Gewichte nimmt, desto geringer wird der Unterschied der Färbekraft, d. h. der Säureentwicklung oder des Stoffumsatzes in beiden Muskeln. Als ich bei Reizung durch Inductionsschläge 200 Grm. als Belastung wählte und 200—250 Reizungen anwandte, war der Unterschied der Färbungen äusserst ge-

ring, mitunter unmerklich und öfters zu Gunsten des sich frei verkürzenden Muskels, was bei geringen Gewichten nie vorkommt, bei noch höheren Gewichten aber noch häufiger eintritt. Bei welcher Gewichtsgrenze der sich frei verkürzende Muskel beginnt, mehr Säure zu entwickeln, als der gehemmte, das hängt lediglich von der Energie der Muskeln überhaupt ab. Je kräftiger dieselben, desto mehr rückt jene Grenze hinauf, wie das bezüglich des Verhaltens der Wärmeentwicklung ebenfalls gilt.

IV. Wie die Paragraphen 25, 26 und 33 lehrten, steigt die Gesammtsumme der lebendigen Kräfte, die durch die Reizung des Nerven im Muskel ausgelöst werden, sowohl mit der Spannung, die der Muskel vor Beginn der Thätigkeit besitzt, als mit der Spannung, die derselbe während der Thätigkeit erreicht.

Diesem Verhalten entspricht der Stoffumsatz auf das Vollkommenste.

1) Die beiden Wadenmuskeln desselben Frosches werden mit 20 Grm. belastet, an dem einen aber ausserdem noch 100 Grm. als Ueberlastung angebracht. Die Ruhespannung beider ist also gleich, während der Thätigkeit aber erlangt der zweite eine viel höhere Spannung als der erste. Als beide Muskeln durch Inductionsschläge vom Nerven aus so lange gereizt worden waren, bis sich an demjenigen, der 120 Grm. zu heben hatte, die Ermüdung merklich geltend machte, wurden die zu vergleichenden Auszüge bereitet. Der überlastete Muskel hatte beträchtlich mehr Säure entwickelt, als der nur mit 20 Grm. belastete.

2) Von den beiden zu vergleichenden Wadenmuskeln wird der eine mit 90 Grm. belastet, der andere mit 10 Grm. gespannt und ausserdem 80 Grm. als Ueberlastung angebracht. In diesem Falle ist die Ruhespannung beider Muskeln erheblich verschieden, bei der Thätigkeit dagegen gelangen sie zu gleichem Spannungsgrade. Stellt man nach 200—230 Inductionszuckungen aus beiden Muskeln die Auszüge her, so wird man den Auszug desjenigen Muskels, der 90 Grm. als Belastung gehoben, viel röther finden als den Auszug des andern Muskels, welchem die Aufgabe gestellt war, 90 Grm. als Ueberlastung zu heben.

Fast fürchte ich, in der Beschreibung des vorliegenden Theiles meiner Untersuchungen zu umständlich geworden zu sein. Doch musste mir Alles daran liegen, auf überzeugende Weise darzuthun, dass die in dem ersten Theile meiner Arbeit auf physikalische Beobachtungen gestützten Sätze in den chemischen Vorgängen während der Muskelthätigkeit ihre Bestätigung und Erklärung finden. Und sollte es mir gelungen sein, dieses Ziel zu erreichen, so will ich gerne seitens des Lesers den Vorwurf einer zu breiten Darstellung meiner Versuche mit in den Kauf nehmen.

Neuntes Capitel.

Schlussfolgerungen.

§ 39.

Die Auslösung der lebendigen Kräfte im Muskel bei seiner Thätigkeit.

Wenn mich nicht Alles täuscht, so führen die in den drei letzten Capiteln niedergelegten Untersuchungen zu einer nicht unwesentlichen Erweiterung der Vorstellungen, welche bis jetzt über die inneren Vorgänge bei der Muskelthätigkeit in der Physiologie gültig gewesen sind.

Dass zwischen dem Muskel und seinem motorischen Nerven nicht ein Verhältniss der blossen Kraftübertragung stattfinde, sondern dass der Muskel eine Maschine mit gespannten Federn darstelle, die nur eines Anstosses seitens des Nerven bedarf, um, in Thätigkeit gesetzt, einen Theil der in ihr vorräthigen Spannkräfte in lebendige Kräfte umzuwandeln, weiss man seit lange. Der Ausdruck der »Auslösung« ist für diese Art der Einwirkung des Nerven auf den Muskel gebräuchlich geworden, entnommen dem Wortschatze der Technologie.

Die Natur des Auslösungsvorganges im Muskel hat bisher nur wenige nähere Bestimmungen erfahren. Man weiss, dass

die Stärke des Anstosses, welchen der Muskel von dem Nerven aus erfährt, für die Quantität der umzusetzenden Spannkräfte nicht gleichgültig ist. Denn bis zu einer Grenze hin wächst mit der Grösse der Erregung des Nerven die Leistung des Muskels. Man darf ferner aus der Form des Muskelcurve schliessen, dass die in dem Muskel frei werdenden lebendigen Kräfte den Molecülen desselben nicht bloss einen momentanen Bewegungsimpuls im Sinne der Verkürzung ertheilen, — denn sonst müsste die Muskelcurve die Form einer Parabel annehmen, — sondern dass jene Kräfte während der ganzen Dauer der Zusammenziehung, sowohl in der Periode der Verkürzung als in der Periode der Wiederverlängerung, thätig sind. Man hat aber bisher immer geglaubt, dass die ganze Summe der durch den Stoffumsatz im Muskel frei werdenden lebendigen Kräfte lediglich von der Stärke der Reizung des Nerven und dem Erregbarkeitszustande dieses wie des Muskels abhänge. Diese Vorstellung bedarf eine Berichtigung.

Es unterliegt keinem Bedenken, die Grösse des Stoffumsatzes im Muskel als Maass für die Summe der für die Thätigkeit aufgewandten Spannkräfte zu betrachten, deren Verwandlung in mechanische Leistung und in Wärme das Endresultat der Thätigkeit ist, während die Verlockung nahe liegt, in den elektrischen Moleculen des Muskels die Apparate zur Herbeiführung jenes Stoffumsatzes zu sehen. Doch lassen wir diese letzteren Mittelglieder aus dem Spiele, halten wir uns nur an das Anfangs- und das Endglied des Processes, welche Gegenstand unserer eigenen Untersuchung gewesen sind, an den Stoffumsatz als die Quelle und die lebendigen Kräfte als den Gewinn, welcher aus dieser Quelle fliesst.

Die Einwirkung des Nerven führt, — gleichviel auf welchem Wege — das oxydable Material des Muskels der Verbrennung entgegen. Wie viel Substanzen in dem Muskel umgesetzt, wie viel chemische Attractionskraft in lebendige Kraft verwandelt wird, das hängt nur zu einem Theile von der Stärke der Erregung des Nerven ab. In dem Muskel selbst liegen Momente, welche hierauf bestimmend wirken. Es werden — innerhalb früher näher bezeichneter Grenzen — bei gleicher Reizung

des Nerven in dem Muskel um so mehr Stoffe umgesetzt, je stärker derselbe in dem Momente der Reizung durch den Nerven gespannt ist und je grösser seine Spannung während des Ablaufes der Thätigkeit wird.

Dass die Spannung, welche der Muskel in dem Augenblicke besitzt, wo der Nerv auf ihn einwirkt, von Einfluss auf die Grösse des Stoffumsatzes ist, dafür könnte man allenfalls eine Erklärung in folgender (bildlichen) Vorstellung suchen. Der Auslösungsact, worauf er zuletzt auch hinauskommen mag, wird schliesslich darauf beruhen, dass in dem Muskel durch den Nervenreiz irgend welche Zwischenapparate in Bewegung versetzt werden, deren Stellungs- oder Lagenänderung die angesammelten Spannkräfte in Freiheit setzt, etwa wie das Aufziehen der Schleuse eines Mühlteiches die angesammelten Wassermassen plötzlich hinabstürzen lässt. Je leichter beweglich aber die Schleuse, desto höher wird sie durch dieselbe Kraft gehoben, desto grössere Wassermassen werden in jedem Moment den Schleusendurchgang passiren, desto mehr lebendige Kräfte dem Mühlrade zu Gute kommen. Wenn nun im Muskel durch die Spannung desselben die Schleuse leichter beweglich würde? Wenn die Zwischenapparate unbekannter Natur infolge der Spannung des ruhenden Muskels bei gleichem Anstosse vom Nerven aus weiter ausschlügen als im entspannten Muskel? Mit einem Worte, um mich der gewöhnlichen Ausdrucksweise der Muskelphysik zu bedienen, wenn durch die Spannung der Muskel für den Nervenreiz erregbarer würde? In der That, es liegt diese Deutung sehr nahe. Aber mehrere Umstände widersprechen derselben. Erstens ist nach L. Hermann[1]) bei jeder Belastung des Muskels dieselbe Reizung des Nerven erforderlich, um eine eben merkliche »minimale« Zuckung hervorzurufen. Diese Thatsache ist zwar kein absoluter Gegenbeweis gegen die obige Annahme, dass die Erregbarkeit des Muskels durch seine Spannung gesteigert wird, aber sie macht dieselbe doch schon schwierig. Dazu kommt nun, dass die Spannung des Muskels nicht bloss im Momente der Erregung durch den

1) Archiv für Anatomie und Physiologie 1861.

Nerven, sondern auch noch nach bereits erfolgter Einwirkung des Nerven auf den Muskel, während des Ablaufes der Thätigkeit, den Stoff- und damit den Kräfteumsatz beeinflusst. Denn von zwei gleichen und gleich gespannten Muskeln, deren Nerven auf ganz gleiche Weise gereizt werden, die aber während des Verlaufes der Thätigkeit in verschiedene Spannung gerathen, producirt derjenige, dessen Spannung die höhere wird, mehr Säure, mehr Wärme und eine grössere mechanische Leistung. Diese mit hinreichender Sicherheit festgestellte Erfahrung führt im Vereine mit der erstbesprochenen Beobachtung zu folgender Vorstellung: Wenn schon der Stoff- und somit der Kräfteumsatz in dem Muskel durch die Stärke der Einwirkung, die derselbe von dem Nerven aus in dem Momente der Reizung erfährt, beeinflusst wird, so hängt derselbe doch nicht von diesem Umstande allein ab. Der Umsatz beschränkt sich nicht auf den Augenblick der Reizung, etwa derart, dass er durch die Reizung eingeleitet und sofort nach derselben abgeschlossen wird. Vielmehr werden noch während des (wahrscheinlich ganzen) zeitlichen Ablaufes der durch die Reizung herbeigeführten Thätigkeit des Muskels in diesem Substanzen oxydirt, also neue Spannkräfte frei, deren Summe in jedem Momente Function der jeweiligen Spannung des Muskels ist, mit dieser (innerhalb gewisser Grenzen) steigend und sinkend.

Von dieser Vorstellung aus erklären sich alle von mir beobachteten Erscheinungen. So die Thatsache, dass mit steigender Belastung des immer auf gleiche Weise gereizten Muskels die Säurebildung, Wärmeentwicklung und die mechanische Leistung zunimmt. So die zweite Thatsache, dass der Muskel mehr Säure entwickelt, mehr arbeitet und sich mehr erwärmt, wenn er mit einem bestimmten Gewichte belastet ist, als wenn dasselbe Gewicht als Ueberlastung an ihm angebracht ist. Denn in dem zweiten Falle vergeht ein messbarer Zeitraum, von dem Augenblicke der Reizung bis zu dem Augenblicke, wo er das

Gewicht zu heben beginnt, während dessen seine Spannung unter der dem Gewichte entsprechenden Grösse bleibt, während in dem ersten Falle die durch das Gewicht bedingte Spannung von vornherein vorhanden ist. Die Summe der Spannungen ist also in dem Falle der Belastung grösser, als in dem Falle der Ueberlastung, was den grösseren Stoffumsatz bedingt. Ferner die dritte Erfahrung, dass ein Muskel, der bei verschiedenen Reizungen immer dasselbe Gewicht hebt, einen um so grösseren Umsatz an Stoffen und dem entsprechend an Spannkräften erkennen lässt, je stärker seine Spannung vor der Thätigkeit war: denn wie auf der Hand liegt, ist die während der Thätigkeit zur Geltung kommende Summe von Spannungen um so grösser, je grösser die Anfangsspannung beim Beginne der Thätigkeit. Endlich gehört auch die Thatsache hierher, dass ein mit einem bestimmten Gewichte belasteter Muskel mehr Säure entwickelt, wenn er an der Verkürzung verhindert, als wenn diese ihm gestattet wird; denn im letzteren Falle herrscht während der Thätigkeit die dem Gewichte entsprechende Spannung, im ersteren Falle steigt während der Thätigkeit die Spannung weit über ihre anfängliche Grösse.

Dass nun, wie alle Beobachtungen übereinstimmend zeigen, Steigerung der Spannung bis zu sehr hohen Graden den Stoffumsatz, wie die mechanische und thermische Leistung des Muskels beeinträchtigt, so dass alle diese Functionen wieder sinken, ist wohl sehr erklärlich. Die mechanische Insultation des Muskels wird schliesslich zu grober Art, um nicht verderblich auf den zarten Mechanismus zu wirken und dadurch seine Leistungsfähigkeit überhaupt zu beeinträchtigen.

Die Curve des Stoffumsatzes wie die ihr analoge der lebendigen Kräfte steigen bei wachsender Spannung des Muskels, stets dieselbe Reizung des Nerven vorausgesetzt, beträchtlich an, zuerst steil, später immer flacher, um von einer gewissen ziemlich hohen Spannungsgrenze an sich wieder der Abscisse zuzuwenden, die sie selbstverständlich bei einer schliesslichen äussersten Spannung auch erreichen werden, bei derjenigen nämlich, welche den schnellen Tod des Muskels herbeiführt.

§ 40.

Anwendung der gefundenen Thatsachen auf einige Verhältnisse des lebenden Organismus.

Das von uns erkannte Gesetz, dass unter übrigens gleichen Umständen die Summe des Materials, welches der thätige Muskel verbraucht, also die Summe von Spannkräften, die derselbe in lebendige Kräfte umsetzt, bedingt wird durch den Spannungszustand, in welchem sich der Muskel während des Ablaufes der Thätigkeit einschliesslich des Augenblickes der Reizung befindet, ist von eingreifender Bedeutung für das Verhalten der Muskeln am lebenden Körper sowohl gegenüber den physiologischen Erregern derselben, den Nerven, als gegenüber den Aufgaben, welche sie im Leben zu erfüllen haben.

Alle Muskeln des Skeletes befinden sich bekanntlich im Zustande fortwährender elastischer Spannung. Diese Einrichtung hat mehrfache von der Physiologie bereits gewürdigte Vortheile. Sie verleiht dem Körper seine natürliche Haltung während der Ruhe; sie bewirkt es, dass jedes Glied, welches durch die Thätigkeit einer Muskelgruppe aus seiner Ruhestellung entfernt worden ist, nach der Erschlaffung der thätigen Muskeln in jene Stellung zurückkehrt. Der gespannte Zustand der Muskeln sichert ferner die Präcision unserer Bewegungen. Denn im spannungslosen Zustande würden die Bündel der Muskeln sich in Falten legen und bei dem Beginne der Verkürzung erst ein Zeitraum vergehen müssen, innerhalb dessen sich die Bündel gerade streckten, bevor sie auf die Knochen zu wirken beginnen könnten, — lauter Umstände, auf die man schon seit längerer Zeit aufmerksam gewesen ist.

Es entspringt aber aus dem gespannten Zustande der Musculatur noch ein Vortheil, der bisher nicht gebührend geschätzt werden konnte. Um eine bestimmte Arbeit zu verrichten, muss der Muskel ein bestimmtes Material verbrauchen und damit eine bestimmte Summe von lebendigen Kräften entwickeln. Der Stoff- und Kräfteumsatz im Muskel hängt nun einerseits ab von der Grösse der Erregung des Nerven, andererseits von der Grösse der Spannung des Muskels. Ein und dieselbe Erregung

des Nerven bewirkt in dem gespannten Muskel einen intensiveren Umsatz als in dem erschlafften Muskel. Um in dem letzteren ebensoviel Kräfte frei zu machen als in dem ersteren, müsste die Reizung des Nerven gesteigert werden. Die Spannung unserer Muskeln gewährt uns also den Vortheil, in denselben durch eine schwächere Erregung unserer Nerven denselben Umsatz von Spannkräften in lebendige Kräfte zu erzielen, der bei schlaffen Muskeln nur durch stärkere Erregung der Nerven ermöglicht werden würde. Die elastische Spannung der Muskeln erspart uns Spannkräfte der Nerven[1]).

Die Abhängigkeit, in welcher die Auslösung der lebendigen Kräfte im Muskel von der jeweiligen Spannung desselben vor und während der Thätigkeit steht, hat aber noch eine zweite ökonomische Consequenz. Durch dieselbe wird dem Muskel nämlich die Fähigkeit ertheilt, bei seiner Thätigkeit innerhalb weiter Grenzen die Ausgabe an Spannkräften, welche er macht, den Forderungen, welche an ihn gestellt werden, anzupassen. Diese Accommodation des Stoff- und Kraftverbrauches im Mus-

---

1) Es ist vielleicht gewagt, wenn ich mich mit meinen Betrachtungen auf ein mir ferner liegendes Gebiet begebe, auf das der Chirurgie. Aber ich kann die Bemerkung nicht unterdrücken, dass die neue Anschauung, welche durch meine Untersuchungen über den Einfluss der Spannung der Muskeln auf die durch die Nervenreizung in ihnen frei werdenden Kräfte gewonnen ist, vielleicht ein Licht auf die Art und Weise der Wirkung der Tenotomie und Myotomie wirft. DIEFENBACH äussert — worauf mich mein geehrter College Herr Med.-Rath MIDDELDORPF aufmerksam machte — an mehreren Stellen seiner klassischen chirurgischen Werke (Ueber die Durchschneidung der Sehnen und Muskeln. Berlin 1841. S. 11. Die operative Chirurgie. Leipzig 1845. Bd. I. S. 756), dass die Durchschneidung der Sehnen von Muskeln, die sich im Zustande der Contraction befinden, nicht bloss eine mechanische Wirkung habe, sondern auch eine dynamische Veränderung in dem Muskel hervorrufe. Die Heilung der Muskelcontracturen durch die Durchschneidung des Muskels oder der Sehne lasse sich sehr oft durch die Bildung der nur sparsamen Zwischensubstanz allein nicht erklären. — Nach meinen Untersuchungen muss die Wirkung des Nerven, welcher den Muskel in tonische Zusammenziehung versetzt, auf diesen nach Durchschneidung seiner Sehne, also Verringerung seiner Spannung, eine sehr viel geringere werden; in diesem Umstande mag der Heilerfolg mit begründet sein, welchen DIEFFENBACH durch die alleinige mechanische Wirkung nicht erklärlich findet.

kel an die ihm auferlegte Leistung, kommt auf folgende, durch die Erfahrungen des sechsten bis achten Capitels erläuterte Weise zu Stande. Wenn der Muskel am lebenden Körper eine Last bewegen, einen Widerstand überwältigen soll, so wird, nachdem der erste Anstoss zur Thätigkeit von dem Nerven ausgegangen ist, der Muskel in höhere Spannung versetzt. Die Spannung wächst, ohne dass er vorläufig seine Länge ändert, so lange an, bis sie ein wenig über die dem zu hebenden Gewichte entsprechende Grösse gestiegen ist; erst mit diesem Momente beginnt die Verkürzung und von jetzt ab steigt die Spannung nicht mehr weiter, denn jeder minimale Spannungszuwachs wird durch sofortige weitere Längenabnahme des Muskels ausgeglichen. Das Maximum von Spannung also, welches der Muskel während der Thätigkeit erreicht, ist durch die Grösse des Gewichtes, welches zu bewegen ist, bestimmt. Von dem Grade der Spannung aber, in welche der thätige Muskel geräth, hängt, wie weitläufigst nachgewiesen worden ist, die Grösse des Stoffumsatzes ab. Jeder Spannungszuwachs im thätigen Muskel steigert den Stoffverbrauch und damit die Auslösung der lebendigen Kräfte. Von dem Momente des Beginnes der Thätigkeit an wird der durch den Nerven eingeleitete Stoffumsatz wegen der continuirlich zunehmenden Spannung eine continuirliche Steigerung erfahren und diese Steigerung ihr Ende erst dann finden, wenn die Spannung ihr durch die Grösse des Gewichtes bestimmtes Maximum erreicht hat. Ist das Gewicht klein, so wird die Steigerung des Stoffumsatzes ebenfalls nur gering, ist die Last gross, so fällt auch die Steigerung dem entsprechend grösser aus. Es ist also in dem Gesetze, nach welchem die Auslösung der lebendigen Kräfte im Muskel während des Ablaufes seiner Thätigkeit erfolgt, begründet, dass der Muskel bei derselben Anregung vom Nerven aus mehr oder weniger Stoffe umsetzt, mehr oder weniger Spannkräfte opfert, mehr oder weniger lebendige Kräfte entwickelt, je nachdem er, bereits in Thätigkeit versetzt, grössere oder geringere Lasten, grössere oder geringere Widerstände vorfindet, die er zu bewegen, die er zu überwältigen hat. Nachdem bereits die Einwirkung des Nerven stattgefunden hat, nachdem die Maschine bereits in Bewe-

gung versetzt ist, wird noch mit sparsamem Bedachte die Grösse der Ausgabe nach der Grösse der zugemutheten Leistung abgemessen. Es findet in dem Muskel eine Selbstregulation statt, wie in einer Dampfmaschine, die eine Vorrichtung besässe, in jedem Augenblicke die Kohlenverbrennung nach der zu verrichtenden Arbeit zu reguliren. Wahrlich, sparsamer konnte mit dem Spannkraftsvorrathe des Organismus nicht umgegangen werden! Ein Hülfsmittel, die Energie der Muskelthätigkeit der zu leistenden Arbeit anzupassen, besitzen wir in dem Gemeingefühle der Muskeln, das uns dazu veranlasst, dem Muskel bald stärkere, bald schwächere Willensimpulse zuzusenden. Aber dieses Mittel reicht nicht aus. Wir vermögen mittelst desselben zwar im Grossen und Ganzen die Grösse der Erregung der motorischen Nerven nach der Grösse des Effectes, welcher durch den Muskel erzielt werden soll, abzumessen. Aber für die feinere Abstufung der Energie der Muskelaction nach der geforderten Leistung ist durch den inneren Mechanismus des Muskels selbst gesorgt.

Diesem Umstande ist es zu danken, dass auch die von dem Willen unabhängigen Muskeln, für welche dieser unter der Leitung des Gemeingefühls nicht sorgen kann, sich einer Regulation ihrer Kräfteausgabe erfreuen. Tausendfache Erfahrungen der Physiologie und namentlich der Pathologie haben das Vorhandensein einer solchen Regulation an dem Herzen nachgewiesen. Wenn irgendwo im Kreislaufe Circulationshindernisse auftreten, welche dem Blutstrome ungewohnte Widerstände entgegensetzen, steigt sofort die Energie der Herzthätigkeit, bis jene Hemmnisse überwunden sind. Die Thatsache kennt man seit lange, ihr Grund liegt in den erörterten Verhältnissen. Die Hemmung des Blutstromes steigert zunächst den Druck des stromaufwärts gelegenen Bezirkes. Mit dem Drucke im Aortensystem steigt der Druck im linken Ventrikel. Die Steigerung der Spannung, unter welcher seine musculöse Wandung thätig wird, hat selbst ohne verstärkte Einwirkung des musculomotorischen Herznervensystems, gesteigerten Umsatz von Stoffen, d. h. von Spannkräften in lebendige Kräfte zur Folge. Wenn die Kreislaufshindernisse überwunden sind und die Spannung

des Blutes im Aortensysteme wieder nachlässt, muss nach unsern Erfahrungen auch die Ausgabe an Spannkräften im Herzmuskel wieder auf das durch die eben vorhandene Spannung bedingte Maass sinken.

Beim Herzen hat die Accommodation der Energie seiner Thätigkeit an die zu vollführenden Leistungen von jeher die Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Das Herz hat aber in dieser Beziehung vor den übrigen Muskeln nichts voraus. Alle besitzen jene Selbstregulation, die nach dem Gesetze wirkt, dass die Summe der in lebendige Kräfte umgewandelten Spannkräfte Function der Spannung ist, in welcher sich der Muskel im Momente der Reizung befindet und in welche er während des Ablaufes der Thätigkeit versetzt wird.

§ 41.

Zur Theorie der Muskelkräfte.

Ich kehre nach Zurücklegung des betretenen Weges der Forschung nun schliesslich zu den Fragen wieder, welche in Bezug auf die heute von der Physiologie bevorzugten Theorieen der Muskelkräfte in Paragraph 14 und 15 aufgeworfen wurden. Vollkommen klar darüber, dass die in diesen Blättern niedergelegte Untersuchung nur einen kleinen Beitrag zu einer dereinstigen Theorie der Muskelbewegung liefert, liegt es mir sehr ferne, die Zahl der über den Mechanismus der wunderbaren Muskelmaschine aufgestellten Hypothesen um eine neue vermehren zu wollen. Aber es wird gerechtfertigt sein zu erwägen, wie weit die heute vertheidigten Vorstellungen von dem Wesen der Muskelkräfte den von mir mitgetheilten Thatsachen gegenüber sich als stichhaltig erweisen.

Kaum dürfte es nöthig sein, umständlicher auf die Hypothese von C. Voit[1] einzugehen, welche auf die von diesem unermüdlichen Durchforscher der thierischen Excrete angestellten mühsamen Harnstoffuntersuchungen gegründet ist. Voit fand be-

1) Untersuchungen über den Einfluss des Kochsalzes, des Kaffee's und der Muskelbewegungen auf den Stoffwechsel. München 1860.

kanntlich, dass ein angestrengt arbeitender Hund in 24 Stunden nur wenig mehr Harnstoff excernirt, als das bei gleicher Diät und völliger Ruhe gelieferte Harnstoffquantum. Ob er sich auch dessen versichert hat, dass die übrigen Oxydationsproducte der Albuminate, namentlich Kreatin und Kreatinin, nur in den gewöhnlichen Mengen im Harne des arbeitenden Thieres aufgetreten, darüber findet sich keine ausdrückliche Bemerkung in der Abhandlung vor. Doch selbst wenn sich der Umsatz der Albuminate nur in geringem Grade durch die Muskelthätigkeit vermehrt erwiese, so läge zwischen dieser Thatsache und der schliesslichen Theorie der Muskelkräfte, zu welcher Voit gelangt, doch noch eine weite Kluft. Bereits M. Traube[1]) hat darauf aufmerksam gemacht, dass Voit sonderbarer Weise auf die nächstliegende Folgerung aus seinen Beobachtungen nicht eingegangen ist, auf den Schluss nämlich, dass die stickstofffreien Substanzen es sind, welche das Brennmaterial für die Muskelbewegung liefern. Und doch scheint dieser Schluss ganz unvermeidlich, wenn man die bekanntlich sehr starke Steigerung der Kohlensäurebildung bei der Muskelthätigkeit in's Auge fasst und damit die geringe Steigerung der Harnstoffproduction vergleicht. Aehnlich wie Traube spricht sich neuerdings Wundt aus[2]). Weshalb nun aber vermeidet es Voit, diese Frucht seiner Untersuchung selbst zu pflücken? Weil er an zwei Dogmen glaubt, erstens dass Fette und Kohlenhydrate nur die Bedeutung von Wärmebildnern haben, zweitens, dass Wärme sich im Organismus unmöglich in Arbeit umsetzen könne. Denn diese Sätze behalten trotz der »Beweise«, die Voit für dieselben mit allen erdenklichen Reflexionen herbeizuschaffen sucht, doch in den Augen unbefangener Leser nur den Werth von Ansichten, die auf dem Grunde gewisser Vorurtheile erwachsen sind. Und der Druck dieser Vorurtheile treibt dann Voit schliesslich zu einem rettenden Auswege, der zu einem offenbaren Irrwege für ihn wird. Der arbeitende Organismus verbrauche nur ebensoviel Substanz, wie der ruhende; die lebendigen Kräfte, welche dort

---

1) Virchow's Archiv XXIII, 196.

2) Lehrbuch der Physiologie. Erlangen 1864. I, 136.

als Arbeit und als vermehrte Wärmeproduction auftreten, entspringen den elektromotorischen Kräften des Muskels; bei der Verkürzung setze sich die Elektricität in Arbeit und Wärme um. Ich entsinne mich nicht, dass ausserhalb Münchens irgend Jemand diesem kühnen Gedankenfluge gefolgt wäre, der sich über tiefe Klüfte ohne Besinnen hinwegschwingt. Jedenfalls dürften etwaige Zweifler in meinen Untersuchungen über das durchaus analoge Verhalten des Stoffumsatzes und der Auslösung der lebendigen Kräfte einen neuen Anhalt finden, um sich gegen die Anfechtungen durch die Voit'sche Arbeit zu wappnen. Wenn man sieht, dass der Muskel keine Zuckung ohne Säurebildung machen kann, dass die Intensität der Säurebildung durchaus den (mechanischen und thermischen) Leistungen des Muskels parallel geht, so dürfte es schwer sein, Voit zu glauben, dass er »den sichern Nachweis des Gleichbleibens des Umsatzes mit und ohne Arbeit«[1]) geliefert habe.

Nicht ohne allseitige Erwägung gehe ich jetzt zu der Erörterung einer anderen Theorie der bei der Muskelbewegung in Frage kommenden Kräfte über, welche durch ihre präcise physikalische Fassung für sich ungemein eingenommen hat, zu der Theorie Ed. Weber's, des ersten Begründers unserer heutigen Muskelmechanik. Wenn als Prüfstein für den Werth einer naturwissenschaftlichen Theorie die Summe von Thatsachen gilt, welche sich aus derselben ableiten lassen, so hat mit Recht die Weber'sche Darstellung der Muskelkräfte bisher ein allgemeines und hohes Ansehen genossen. Mit um so grösserem Zögern entschliesse ich mich, die Insufficienz derselben zur Erklärung der von mir gefundenen Thatsachen nachzuweisen. Da ich aber in meinen Beobachtungen keine Ungenauigkeiten und in meinen Schlüssen keine Sprünge entdecken kann, werde ich dazu gezwungen, den Ansichten eines Mannes entgegenzutreten, dessen Leistungen auf dem uns beschäftigenden Gebiete die anspruchslosen Beiträge weit überragen, welche ich selbst zum Ausbau dieses schönen Theiles unserer Wissenschaft in den vorliegenden Untersuchungen zu liefern mich bestrebt habe.

---

1) a. a. O. S. 211.

Die Kernpuncte der Weber'schen Anschauungen habe ich schon oben im 14. Paragraphen auseinander gesetzt und darf deshalb auf die dortige Darstellung verweisen. Der Muskel besitzt eine natürliche Form während der Ruhe und eine zweite natürliche Form während der Thätigkeit, die er annimmt, wenn er sich unbelastet verkürzt. Der Act der Zusammenziehung beruht darauf, dass der Muskel vermöge seiner elastischen Kräfte aus der einen in die andre Form hineinschnellt. Die Kraft, mit welcher dieser Uebergang geschieht, ist um so bedeutender, je grösser der Unterschied der Ruhe-Form des Muskels und der »natürlichen« Form während der Thätigkeit. Ist der Muskel während der Ruhe belastet, so nimmt er gereizt nicht die natürliche »Thätigkeits-Länge« an, sondern diese, vermehrt um diejenige Grösse, um welche die letztere Länge durch das Gewicht gedehnt wird. Es ist für das Resultat gleichgültig, ob der Muskel zuerst gereizt und dann belastet oder zuerst belastet und dann gereizt wird. Durch die Reizung werden also in dem Muskel zweierlei Kräfte ausgelöst: 1) Diejenigen Kräfte, vermöge deren er eine neue natürliche Form (und eine andre Dehnbarkeit) erhält. 2) Elastische Kräfte, vermöge deren er aus der gerade vorhandenen Form in die neue Form übergeht (wenn er nicht durch ein Gewicht daran verhindert wird).

Ich muss ganz offen bekennen, dass ich niemals dahin gelangt bin, mich bei diesen Vorstellungen Weber's beruhigt zu fühlen. Es hat mir immer den Eindruck einer nicht ganz unbefangenen, nüchternen Anschauung gemacht, wenn der geehrte Forscher sagt, der Einfluss des Lebens ertheile dem thätigen Muskel eine neue Form, in welche der Muskel vermöge seiner elastischen Kräfte übergehe. Denn die neue Form, welche durch die Reizung hervorgerufen wird, bleibt auf diese Weise nur ein Ideal, zu dessen Realisirung erst andre Kräfte, die elastischen, nöthig werden. Man sollte meinen, dass derselbe Einfluss, welcher dem Muskel die neue Form zudictirt, auch die wirkliche Herstellung derselben bewirken müsste, ohne anderweitiger Kräfte dazu bedürftig zu sein.

Wie dem auch sei, — meine Versuche gestatten nicht mehr die Annahme, dass die Kräfte, vermöge deren der Muskel die

eben vorhandene Form mit der thätigen Form vertauscht, im eigentlichen Verstande des Wortes elastische Kräfte seien, — wenigstens wenn man mit diesem Ausdrucke nicht einen bisher in der Physik nicht gebräuchlichen Sinn verbinden will. Denn die Entwicklung derjenigen Kräfte, vermöge deren der Muskel seiner »natürlichen« Form bei der Thätigkeit zueilt, ist mit physikalischen und chemischen Veränderungen des Muskels verbunden, welche ein Körper, der vermöge seiner elastischen Kräfte eine bestimmte Form anzunehmen strebt, nicht erleidet.

Gehen wir, um diesen Widerspruch zwischen den physikalischen und chemischen Erscheinungen, die während seiner Thätigkeit an dem Muskel auftreten, und den WEBER'schen Annahmen nachzuweisen, von der Voraussetzung aus, dass WEBER's Vorstellungen richtig seien, und wenden wir diese zunächst auf den von WEBER untersuchten Fall an, dass nämlich ein belasteter Muskel in Thätigkeit versetzt wird und sich verkürzend ein Gewicht hebt. In demselben werden Spannkräfte doppelter Art frei, erstens chemische Spannkräfte durch den Stoffumsatz, zweitens elastische Spannkräfte dadurch, dass der Muskel in dem Momente des Thätigwerdens diejenige Form nicht besitzt, die ihm während der Thätigkeit zukommt. Die Leistung der chemischen Spannkräfte — der »Einfluss des Lebens« nach WEBER — besteht in der Umwandlung der natürlichen Form und der Elasticität des Muskels und in der Entwicklung einer gewissen Summe von Wärme. Die Leistung der elastischen Spannkräfte besteht darin, dass der Muskel das Gewicht so weit hebt, bis seine elastische Spannung die dem Gewichte entsprechende Grösse erreicht hat, und weiter für den Fall, dass er in der Thätigkeit verharrt, darin, dass er das Gewicht trägt. Bleibt man consequent auf dem Boden der WEBER'schen Anschauungen stehen — die neuerdings noch L. HERMANN in sehr interessanter Weise weiter ausgebildet hat, — so wird man zugeben, dass das Heben des Gewichtes mit den chemischen Spannkräften unmittelbar Nichts zu thun hat. Denn ob der Muskel ein Gewicht hebe oder nicht und wie gross dieses im ersteren Falle auch sei, die ideale natürliche Form, welche dem thätigen Muskel zu Grunde liegt, ist immer dieselbe (natürlich gleiche Reizung und

gleiche Ermüdung vorausgesetzt). Der Muskel wird also bei jeder Belastung dieselben chemischen Spannkräfte entwickeln; die Verschiedenheit der Leistung bei verschiedner Belastung hängt lediglich von der Verschiedenheit der elastischen Spannkräfte ab [1]).

Die Thatsachen entsprechen nun dieser, soweit ich sehe, unabweislichen Folgerung keineswegs. Je mehr der Muskel belastet ist, desto grösser wird bei der Reizung der Stoffumsatz, desto mehr chemische Spannkräfte werden frei. Dies Verhalten ist vom Standpuncte der Elasticitätstheorie aus nicht erklärlich. Dasselbe hat nur einen Sinn, wenn man annimmt, dass die Steigerung der freiwerdenden chemischen Spannkräfte zur Steigerung der Leistung des Muskels benutzt wird, dass also die chemischen Spannkräfte es sind, welche, in lebendige Kräfte umgesetzt, die Arbeit des Hebens verrichten. Hieraus folgt auch, dass es für den Muskel nicht gleichgültig ist, ob man ihn zuerst reizt und dann belastet, oder das umgekehrte Verfahren einschlägt. Denn geschieht die Reizung vor der Belastung, so wird ein viel geringerer Stoffumsatz durch jene eingeleitet, welcher erst wächst, wenn durch das Gewicht der Muskel in höhere Spannung versetzt wird. Geschieht dagegen die Reizung nach der Belastung, so fällt von vornherein der Stoffumsatz grösser aus.

Es würde für den Leser ermüdend werden, wollte ich, wie für den eben besprochenen Fall, so für alle einzelnen Versuchsresultate, welche in dieser Arbeit niedergelegt sind, die Unzulänglichkeit der Elasticitätstheorie nachweisen. Sprechen wir lieber das allgemeine Princip aus, das Weber's Ansicht und meine Thatsachen scheidet. Wenn der thätige Muskel sich nicht in seiner natürlichen Form befindet, an dem Eintritt in dieselbe durch irgend welche Widerstände gehindert, so geräth er in Spannung, welche nach Weber eine Aeusserung elastischer Kräfte ist. Aus meinen Versuchen folgt, so weit ich sehe, dass die Natur der hier in Frage kommenden Kräfte von der Natur

1) vgl. hierzu die Ausführung bei L. Hermann, Archiv f. Anatomie und Physiologie. 1861. S. 383 u. fg., und Grundriss der Physiologie S. 199 u. fg.

der elastischen Kräfte im gebräuchlichen Sinne durchaus verschieden ist. Denn ich habe gezeigt, dass der chemische Umsatz im Muskel in jedem Momente während der Thätigkeit Function der Spannung des Muskels ist. Die elastische Spannung eines Körpers ändert aber seine chemische Zusammensetzung nicht, und umgekehrt, damit ein Körper, der sich nicht in seiner natürlichen Form befindet, elastische Kräfte äussere, ist nicht eine chemische Umsetzung innerhalb desselben erforderlich. Die contractile Kraft des thätigen Muskels, vermöge deren derselbe ein Gewicht hebt oder trägt, ist also ihrer Natur nach durchaus verschieden von der physikalischen Elasticität; ihre Quelle sind chemische Spannkräfte. Auf dem Umsatze derselben beruht nicht bloss die Umwandlung der natürlichen Form und Elasticität des Muskels, sondern auch die Kraft, mit der der thätige Muskel der neuen Form zustrebt.

Wie die chemischen, so lässt die Elasticitätstheorie auch die thermischen Erscheinungen unerklärt, welche an dem thätigen Muskel beobachtet werden. Denn nicht bloss der Stoffumsatz, sondern auch die Wärmeentwicklung des thätigen Muskels müsste, wenn man die nothwendigen Consequenzen aus WEBER's Sätzen zieht, von der Spannung unabhängig sein. Bei der Reizung, die ja eine bestimmte Form- (und Elasticitäts-) Aenderung herbeiführt, wird Jedermann, der auf demselben Boden mit WEBER steht, auch einen bestimmten Stoffumsatz und in Folge desselben eine bestimmte Wärmeentwicklung annehmen müssen. Wenn nun der in Thätigkeit versetzte Muskel vermöge rein elastischer Kräfte ein Gewicht hebt, so kann damit, so weit ich sehe, keine Aenderung des thermischen Ergebnisses verbunden sein, da (vergl. §. 14 Anm. 2) wenigstens mein Apparat bei der Ausdehnung oder elastischen Zusammenziehung feuchter thierischer Gewebe innerhalb der von mir benutzten Belastungsgrenzen keine Temperaturänderung erkennen lässt. Und doch macht es in Wirklichkeit einen grossen Unterschied in der Temperatursteigerung des thätigen Muskels, ob derselbe unbelastet zuckt oder bei der Zuckung ein leichtes oder ein schweres Gewicht hebt! —

Alles drängt mich also zu der Behauptung, dass die Kräfte,

vermöge deren der Muskel aus der unthätigen in die thätige Form übergeht, andrer Natur und andern Ursprungs sind, als die elastische Kraft, vermöge deren ein gedehnter Gummifaden zusammenschnellt, wenn die dehnende Kraft zu wirken aufhört. Weber's Theorie, die so vielen Thatsachen gerecht geworden, ist unvereinbar mit einer Reihe andrer Thatsachen und verliert deshalb ihren bisher uneingeschränkten Werth.

Eine ganz andre Frage ist aber, ob für die contractile Kraft des Muskels, welche aus den chemischen Spannkräften desselben ihren Ursprung herleitet, und die physikalische Elasticität nicht etwa gewisse gleiche allgemeine Gesetze gelten. Wie die Anziehung, welche die Erde auf einen von ihr entfernten Körper und der Magnet auf ein Stück Eisen ausübt, dem gemeinsamen Gesetze folgt, dass die Intensität derselben im umgekehrten Verhältnisse zu dem Quadrate der Entfernung steht, so könnte recht wohl — und in dieser Beziehung behalten alle Versuche Weber's ihre volle Bedeutung — die Contractilität des Muskels und die Elasticität des Gummis oder der Sehne das allgemeine Gesetz ihres Wirkens gemeinsam haben, ohne dass man deshalb Contractilität und Elasticität zu identificiren berechtigt wäre, so wenig wie man Magnetismus und Schwere zusammenwerfen wollen wird. In jedem Falle wird man gut thun, die Kraft des thätigen Muskels fortan nicht mehr als elastische zu bezeichnen, sondern derselben den schon oft gebrauchten Namen der Contractilität zu lassen, damit die Verschiedenheit dieser Kraft von der Elasticität in der Bezeichnung ihren Ausdruck finde.

Ich komme endlich zu der Theorie J. R. Mayer's, welche den Muskel als eine Maschine betrachtet ähnlich der Dampfmaschine, in welcher mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung einander derartig bedingen, dass die eine dieser Formen der lebendigen Kraft in die andre umgesetzt wird (vergl. §. 14). So wenig vom theoretischen Standpuncte aus die Möglichkeit einer Umwandlung von Wärme in Arbeit bezweifelt werden kann, so wird die Frage nahe gelegt, ob in der Wirklichkeit der Muskel innere Vorrichtungen besitzt, um, wie die Dampfmaschine, jene Umwandlung herbeizuführen. Wie sich das Verhältniss der Wärme und der Arbeit im Muskel zu einander gestaltet, darüber lässt sich von vornherein gar keine Vermuthung

äussern. Es könnte entweder die Summe von lebendigen Kräften, welche durch den Stoffumsatz im Innern des Muskels frei wird, sofort in zwei Theile zerfallen, indem der eine durch besondere Uebertragungsapparate sich in Bewegung ponderabler Massen, der andre in Aetherbewegung umsetzt. Es könnte zweitens die gesammte lebendige Kraft zunächst als Wärme auftreten und dann je nach Umständen ein grösserer oder geringerer Theil derselben in Arbeit verwandelt werden. Es wäre endlich drittens möglich, dass zuerst die gesammte freiwerdende Spannkraft zur Bewegung der Muskelmasse verwandt wird und nur wegen innerer Reibung, innerer Widerstände u. s. f. ein Theil der durch die Bewegung repräsentirten lebendigen Kraft in Wärme übergeht.

Gerade die Aufklärung dieser fraglichen Puncte war der anfängliche Zweck meiner Arbeit. Aber wie so oft in der Physiologie, lautete die Antwort auf die gestellten Fragen unerwartet complicirt. Eine einfache und strenge Antwort war nur möglich, wenn es gelang, in einer Reihe von Beobachtungen durch gleiche Reizung des Nerven gleiche Summen von lebendigen Kräften im Muskel auszulösen und denselben dabei bald mehr bald weniger arbeiten zu lassen, um das Verhalten der Wärme bei Aenderung der Arbeit festzustellen. Meyerstein und Thiry verzichteten von vornherein auf eine derartige Lösung, weil sie die Arbeit des Muskels durch Abänderung des Ermüdungszustandes desselben oder durch Abänderung der Reizung des Nerven variirten, also, wie vorauszusehen, die Gesammtsumme der lebendigen Kräfte (Wärme und Arbeit) änderten. Ich glaubte, und war nach dem damaligen Standpuncte der allgemeinen Muskel- und Nervenphysik dazu berechtigt, die Gesammtsumme der durch den Stoffumsatz frei werdenden lebendigen Kräfte (abgesehen von den durch die Ermüdung bedingten und controlirbaren Einflüssen) constant herstellen zu können, wenn ich den Nerven auf immer gleiche Weise reizte und den Muskel möglichst wenig ermüdete, während die Arbeit durch Aenderung der Belastung variirt werden sollte. Allein es zeigte sich bald, dass Ungleichheit der Belastung, also Ungleichheit der Spannung vor oder während der Thätigkeit des Muskels jedesmal zu Ungleichheit des gesammten (Stoff- und Kräfte-) Um-

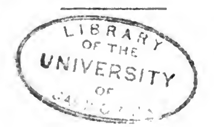
satzes führt. Die Arbeit des Muskels kann bei gleicher Reizung des Nerven niemals ohne Aenderung der Spannung desselben während der Thätigkeit variirt werden, mithin auch nicht ohne Aenderung der chemischen Processe. Da also in der Kräftegleichung: » *Verbrennungswärme = Arbeit + freie Wärme* « jede Aenderung der Arbeit die linke Seite der Gleichung ändert, lieferten meine Versuche keine bestimmte Entscheidung, ja ich sehe vorläufig überhaupt keinen Weg, zu einem sichern Resultate zu gelangen.

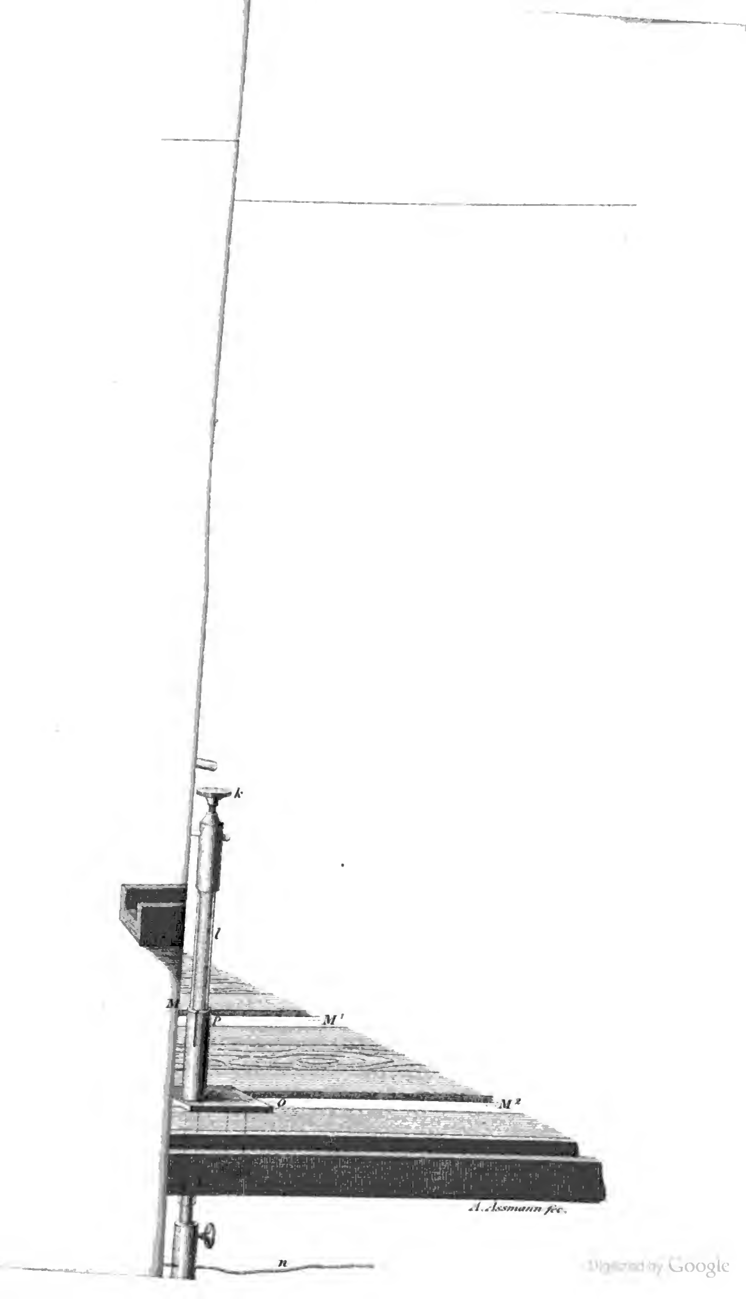
Man wird mir hier einen meiner Versuche nicht entgegenhalten wollen, den ich schon oben (§ 24, 32, 38) erörtert habe. Ich habe gezeigt, dass ein mit einem bestimmten Gewichte belasteter Muskel bei gleicher Reizung weniger Wärme entwickelt, wenn er sich frei verkürzend das Gewicht hebt, als wenn er an der Contraction verhindert wird. Dieser Versuch, der beim ersten Anblicke schlagend zu beweisen scheint, dass die Arbeit des Muskels auf Kosten der Wärmeentwicklung geschieht, ist nicht entscheidend. Denn der an der Contraction verhinderte Muskel geräth während der Thätigkeit in höhere Spannung, als der sich frei verkürzende, und setzt mehr Stoffe um, wie der Vergleich der Säureentwicklung in beiden Fällen lehrt. Der Wärmeüberschuss in dem Falle, wo wegen gehinderter Zusammenziehung die mechanische Arbeit gleich Null wird, entspricht also nicht bloss der letztern, sondern beruht sicher zum Theile auf der Steigerung des Stoffumsatzes überhaupt. Aber selbst wenn das auch nicht der Fall wäre, so würde dieser Versuch doch nicht viel beweisen. Denn dass bei plötzlicher Aufhebung einer Bewegung Wärme entsteht, ist bekannt. Es folgt daraus noch nicht, dass im Muskel auch Wärme in Arbeit zurückverwandelt werden kann.

Ich habe nur einen, aber freilich ebenfalls nicht strenge beweisenden, Grund, der es mir wahrscheinlich macht, dass in dem Muskel Arbeit auf Kosten der Wärme erzeugt werden könne. Wenn ein durch Inductionsschläge zu Einzelzuckungen veranlasster Muskel mit steigenden Gewichten belastet wird, so steigt anfangs die Wärmeentwicklung und die Arbeit, aber letztere sehr viel schneller als erstere (§ 22). Es wird also ein immer grösserer Antheil der gesammten lebendigen Kräfte für den

eigentlichen Zweck des Muskels, Bewegungsmaschine zu sein, verwandt. Gelangt man zu höheren Belastungen, so kommt eine Grenze, von welcher ab die Wärmeentwicklung sogar abnimmt, während die Arbeit noch steigt (Vers. IX. X). Erst später tritt auch ein Sinken der Arbeit ein. Wenn man ferner einen mit einem bestimmten Gewichte belasteten Muskel auf seine Wärmeentwicklung und seine Arbeitsleistung bei allmählich eintretender Ermüdung untersucht, so sieht man, dass beide sinken, aber die Wärmeentwicklung viel schneller als die Arbeit. In Rücksicht auf alle diese Fälle könnte man wohl anzunehmen geneigt sein, dass der Muskel darauf berechnet sei, immer einen möglichst grossen Antheil der gesammten lebendigen Kräfte zur Arbeit zu verwerthen und einen möglichst kleinen Antheil unter der Form von Wärme zu verlieren. Denn je geringer die Gesammtsumme von lebendigen Kräften bei der Ermüdung, desto geringer die Wärmeentwicklung, im Vergleich zur Arbeit. Je grösser die Zumuthung an den Muskel durch grosse Gewichte, desto geringer wiederum die relative Wärmemenge. Es scheint, dass wenn ein Missverhältniss zwischen der dem Muskel auferlegten Leistung und der ihm zu Gebote stehenden Kräftesumme eintritt, wie das bei hohen Belastungen oder bei starker Ermüdung der Fall ist, in der That die relative Wärmeproduction zu Gunsten der Erfüllung der eigentlichen Aufgabe, Arbeit zu leisten, vermindert wird, was eine Umwandlung von Wärme in Arbeit voraussetzen würde. Doch gebe ich gern zu, dass diese von teleologischem Standpuncte aus gegebene Deutung der Beobachtungen des Gewichtes eines strengen Beweises entbehrt, den ich vergeblich auf anderem Wege gesucht habe. —

So wäre also der ursprüngliche Zweck, in dessen Interesse ich diese vorliegende Arbeit unternommen, nicht erreicht worden. Aber sie hat mich zu einer Reihe anderer Resultate geführt, die den Hauptinhalt dieses Werkchens bilden. Mag es mir schliesslich gestattet sein, den Wunsch auszusprechen, dass die von mir mit immer wachsendem Interesse geführte Untersuchung nicht ebenso verfehlt erscheinen möge, wie es allerdings die ihr anfänglich gestellte Aufgabe ist. —




k
l
M
M'
P
o
M²
n
A. Assmann fec.




QP303
H4
BIOLOGY
LIBRARY
121320
G





